1944 № 1

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1944

Известия Академии Наук СССР, серия биологическая

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Р. А. Баринова и Т. Т. Демиденко. Роль коллоидов в засухоустойчивости сахарной свеклы 1
Р. А. Баринова. Влияние нитратов и хлоридов на урожай сахарной свеклы при засухе . . . 15
В. А. Новиков. Влияние продолжительности дня на опадение бутонов и коробочек у хлопчатника 29
Т. Т. Демиденко и Н. М. Рухлядева. Некоторые вопросы минерального питания подсолнечника 38
Р. Л. Берг. Генетический анализ популяции Drosophila melanogaster Делижана (Армянская ССР) 51
А. А. Рихтер. О личинках и экологии жуков-златок рода Lampra Lacord. 58

CONTENTS

Page

R. A. Barinova and T. T. Demidenko. The Influence of Colloids on the Drought Stability of the Sugar Beet 1
R. A. Barinova. The Influence of Nitrates and Chlorides on the Harvest of the Sugar Beet under Drought Conditions 15
V. A. Novikov. Shedding of Buds and Capsules in Gossipium as Dependent on the Day-length . 29
T. T. Demidenko and N. M. Ruchladeva. Some Problems of Mineral Nutrition of the Sunflower 38
R. L. Berg. Genetical Analysis of the Drosophila Melanogaster Population of Delizhan (Armenia) 51
A. A. Richter. The Larvae and the Ecology of Beetles of the Genus Lampra Lacord 58

Подписано к печати 14. VI 1944 г. ПФ 10411. Объем 4 печ. л. 6 уч.-изд. л.
Тираж 1300 экз. Заказ № 05

Татполиграф при НКМП ТАССР, Казань, ул. Миславского, 9.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1944 Classe des sciences biologiques

Р. А. БАРИНОВА и Т. Т. ДЕМИДЕНКО

РОЛЬ КОЛЛОИДОВ В ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

(Представлено академиком А. А. Рихтером)

Рядом исследований обнаружено, что в тканях растения, отличающихся наименьшей чувствительностью к факторам, из которых слагается явление засухи, т. е. наибольшей засухоустойчивостью, содержание гидрофильных коллоидов повышено.

Различные минеральные элементы оказывают определенное влияние на содержание гидрофильных коллоидов в растениях, а если последние играют решающую роль в поддержании насыщения клеток водой в периоды недостаточного водоснабжения и обеспечивают устойчивость урожая при засухе, то регулированием минерального питания можно повысить засухоустойчивость культуры.

Объектом наших исследований служила сахарная свекла. Рядом агрохимических и агротехнологических исследований показана изменчивость ее состава, в частности, содержания коллоидов, под влиянием минеральных удобрений.

Некоторые авторы (Spengler, Думанский и Симонова) считают, что азотные и калийные удобрения повышают содержание гидрофильных коллоидов в корне, а фосфаты понижают; Украдыга и Олексиюк, напротив, находят, что сильвинит вызывает понижение процента гидрофильных коллоидов в корне сахарной свеклы.

Материал вегетационных опытов, находящийся в нашем распоряжении, говорит, во-первых, о том, что содержание гидрофильных коллоидов в главном корне и листьях под влиянием внешних факторов изменяется не всегда в одном и том же направлении, и, следовательно, характер сдвигов в продуктивном корне свеклы не может использоваться для отражения таковых у целого растения, и, во-вторых, что богатство растительных тканей гидрофильными коллоидами еще не характеризует его засухоустойчивости.

В одном из опытов создавалось усиленное одностороннее питание внесением повышенных доз (удвоенных и учетверенных) азота, фосфора или калия на фоне полного минерального удобрения. Удобрения вносились в виде чилийской селитры, суперфосфата и хлористого калия[1] из расчета по 0,1 г действующего начала (в однократной дозе) на кг абсолютно сухой почвы. Поливка производилась ежедневно до достижения 70% от полной влагоемкости почвы.

Определение гидрофильных коллоидов по методу Думанского в листьях и корнях свеклы, развивавшейся при оптимальном водо-

---

[1] Для краткости мы обозначаем характер удобрения буквами, причем N_2 (P_2, K_2) означает удвоенные, а N_4 (P_4, K_4) — учетверенные дозы азотного (фосфорного, калийного) удобрения.

снабжении, позволяет отметить особенности влияния различных удобрений и различных доз одних и тех же удобрений на богатство растения коллоидами.

Как видно из табл. 1, наиболее высокое содержание гидрофильных коллоидов в корне свеклы обнаружено в варианте с удвоенной дозой фосфата и в варианте с четырехкратной дозой азота.

Таблица 1

Влияние различного минерального удобрения на содержание гидрофильных коллоидов в корнях и листьях сахарной свеклы при достаточном водоснабжении

Варианты удобрений	Корень			Листья		
	коллоиды в г на 100 $см^3$ диффузионного сока	коллоиды в % к абсолютно сухому весу	Процент от NPK	коллоиды в г на 100 $см^3$ диффузионного сока	коллоиды в % к абсолютно сухому весу	Процент от NPK
NPK	0,672	5,24	100	1,472	18,232	100
PKN_2	0,972	7,44	141,98	1,812	22,088	121,11
PKN_4	1,200	8,99	171,56	1,728	19,712	108,11
KNP_2	1,628	11,71	223,47	1,612	20,312	111,41
KNP_4	0,760	5,10	97,63	1,424	18,865	103,45
NPK_2	1,424	9,96	190,07	1,544	16,784	92,04
NPK_4	0,948	6,60	125,95	1,204	16,503	90,51

Менее значительное превышение содержания коллоидов в корне в сравнении с контролем наблюдается в варианте с удвоенной дозой азота; только учетверенная доза фосфора вызывала понижение содержания коллоидов в корне, во всех других вариантах содержание коллоидов выше, чем в контрольном.

Что касается накопления гидрофильных коллоидов в листьях сахарной свеклы, то наиболее высокое оказалось в варианте с удвоенной дозой азота, а наиболее низкие в вариантах с удвоенной и учетверенной дозами калия.

Для того, чтобы судить о степени засухоустойчивости в различных вариантах опыта, обратимся к рассмотрению данных урожая.

В вариантах опыта, развивавшихся вначале также при оптимальном водоснабжении, по достижении 3-месячного возраста поливка постепенно сокращалась и в течение одного месяца была снижена до 20% от полной влагоемкости, с доведением растений до состояния „длительного увядания". В таком состоянии растений учтен урожай (табл. 2), а также произведен анализ на содержание гидрофильных коллоидов. Цифры представляют собой среднее из четырех повторных опытов.

Так как продуктивной частью свеклы является главный корень, то реакцию растения на недостаточное водоснабжение и увядание следует учитывать по изменению веса корня.

Как показывают цифры, наибольшая депрессия роста главного корня наблюдается в варианте с удвоенной дозой калия, в котором вес корня увядавшего растения в сравнении с неувядавшими достигает только 17%, и с учетверенной дозой фосфора (21,7%).

Вес листьев изменяется при действии недостаточного водоснабжения, с одной стороны, вследствие торможения роста, а с другой стороны, вследствие потери нижних листьев. Наиболее глубокого снижения вес листьев достиг при удвоенной и учетверенной дозах

фосфорного удобрения. Наименьшее снижение веса листьев от недостатка воды обнаружено при внесении учетверенной дозы калия и несколько большее при удвоенной дозе азота. Как видим, между влиянием увядания на рост корня и на сохраняемость листьев нет прямой связи.

Если сопоставить степень страдания растений от недостатка влаги с богатством тканей их гидрофильными коллоидами, то некоторая связь обнаруживается между устойчивостью „урожая", т. е. разрастанием корня, и богатством листьев коллоидами.

Положительная роль гидрофильных коллоидов в устойчивости растений к засухе усматривается в том, что они, увеличивая водо-

Таблица 2

Влияние различного минерального питания на урожай сахарной свеклы при оптимальном водоснабжении и при увядании

Варианты удобрений	Корень			Листья		
	Сырой вес в г		Вес увядавшего % от неувядавшего	Сырой вес в г		Вес увядавших % от неувядавших
	при оптимальном водоснабжении	при увядании		при оптимальном водоснабжении	при увядании	
NPK	167,17	50,22	30,11	110,24	31,88	28,46
PKN_2	250,47	105,54	42,14	223,37	66,07	29,58
PKN_4	235,34	89,64	38,08	261,65	67,04	25,62
NKP_2	200,08	66,18	33,08	149,53	29,62	19,81
NKP_4	302,50	65,65	21,70	165,71	31,06	18,74
NPK_2	284,66	48,87	17,17	137,54	33,89	24,71
NPK_4	257,87	76,47	29,65	161,21	50,86	31,55

удерживающую способность тканей, предотвращают обезвоживание клеток за пределы определенного минимума. С этой точки зрения можно было предположить прямую зависимость между глубиной водного дефицита тканей растения и степенью страдания его от недостатка воды. Однако, по нашим данным, такой зависимости здесь нет. Из табл. 3 видно, что наиболее глубоким дефицитом влаги отличаются листья вариантов с дачей повышенных доз фосфорного удобрения, тогда как наименьшая устойчивость урожая к почвенной засухе отмечена при повышенных дозах калийного удобрения.

Следует отметить различия в реакции корня и листьев на увядание. Так как листья являются органами синтеза органического вещества, то реакция их на определенный фактор внешней среды должна явиться решающей для накопления и развития продуктивной массы данной культуры.

Наиболее стойкими в отношении развития главного корня сахарной свеклы оказались растения при повышенных дозах азота; дефицит влаги в листьях этих растений выражается меньшими величинами. Наличие сильно повышенного количества гидрофильных коллоидов в листьях свеклы при удвоенной дозе азотистого удобрения сопровождается наименьшим дефицитом влаги в них при увядании; меньшее богатство коллоидами и листьев при учетверенной дозе азота стоит наряду с углублением дефицита влаги в них при недостаточном водоснабжении. Превышение содержания коллоидов на 11% в сравнении с контролем при удвоенной дозе фосфора не защищает листья от обезвоживания, так как дефицит влаги здесь почти достигает величины его в листьях контрольного варианта. Таким образом, намечающаяся при первом взгляде теоретически обоснованная зависимость при более детальном анализе оказывается нарушенной.

По данным ряда авторов [Туманов (a, b), Лебединцева], недостаточное водоснабжение вызывает накопление гидрофильных коллоидов, которое сохраняется и после устранения недостатка влаги.

В одном из наших опытов сахарная свекла, выросшая при различном минеральном питании, подвергалась одно- и двукратному

Таблица 3

Степень обезвоживания тканей под влиянием увядания при различном минеральном удобрении

Варианты удобрений	Влажность в %				Дефицит влаги при увядании (влажность) в % к сложности при оптимальном водоснабжении	
	Корень		Листья			
	при оптимальном водоснабжении	при увядании	при оптимальном водоснабжении	при увядании	корень	листья
NPK	77,29	70,60	85,88	76,27	8,65	11,35
PKN_2	76,88	71,37	84,83	80,69	7,26	4,88
PKN_4	76,46	71,88	83,87	78,42	5,99	6,50
NKP_2	75,59	73,23	85,28	76,09	3,12	10,32
NKP_4	74,18	69,59	85,95	72,99	6,12	15,09
NPK_2	74,99	70,76	83,15	75,70	5,01	8,96
NPK_4	74,87	70,91	86,43	77,87	5,29	10,03

увяданию. До состояния увядания растения доводились постепенным снижением влажности почвы в течение 2 недель. После этого влажность в сосудах восстанавливалась до оптимальной (70%), которая поддерживалась ежедневной поливкой до конца вегетационного периода. Определение гидрофильных коллоидов производилось в клеточном соке корня и листьев и показало, что резких различий между вариантами, не подвергавшимися увяданию и подвергавшимися ему 1 и 2 раза и имевшими однообразное минеральное питание, нет (табл. 4).

Опыт велся в песчаной культуре с питательной смесью Белоусова. Вариант с оригинальной смесью служил контролем, в других вариантах дополнительно вносились азотнокислые или хлористые соли Ca, Na, N. Нитраты вносились из расчета по 0,1 и 0,3 г действующего начала на кг песка, а хлориды — в количествах, эквивалентных нитратам.

Помимо того, что разница в богатстве гидрофильными коллоидами клеточного сока одних и тех же вариантов, подвергавшихся одно- или двукратному увяданию и неувядавших, не является разительной, изменения в количестве их далеко не всегда происходят в сторону увеличения; так же часто, как увеличение, происходит снижение коллоидов после увядания и, кроме того, не всегда реакция растения после одно- и двукратного увядания однообразна.

Если сопоставить направление изменений содержания коллоидов с влиянием увядания на урожай сахарной свеклы, то указать определенной зависимости между ними не удается.

Учет изменений содержания гидрофильных коллоидов клеточного сока листьев после увядания также не позволяет выявить связи между характером изменений и стойкостью свеклы к недостатку водоснабжения (табл. 6).

Общая тенденция изменений в содержании коллоидов в клеточном соке листьев направлена к повышению количества их после

Таблица 4

Влияние увядания на содержание гидрофильных коллоидов в клеточном соке корня сахарной свеклы в конце вегетационного периода

Варианты удобрений	Количество коллоидов в г на 10 $см^3$ клеточного сока			Изменение содержания коллоидов в увядавших вариантах по сравнению с неувядавшими вариантами	
	без увядания	при однократном увядании	при двукратном увядании	при однократном увядании	при двукратном увядании
Контроль	0,2655	0,2590	0,3350	−0,0065	+0,0695
$+Ca(NO_3)_2$	0,2685	0,2730	0,2260	+0,0045	−0,0425
$+NaNO_3$	0,2800	0,2720	0,2660	−0,0080	−0,0140
$+KNO_3$	0,3090	0,3060	0,2930	−0,0030	−0,0160
$+3Ca(NO_3)_2$	0,2280	0,2190	0,2100	−0,0090	−0,0180
$+3NaNO_3$	0,2930	0,2830	0,2165	−0,0100	−0,0765
$+3KNO_3$	0,2650	0,2730	0,2750	+0,0080	+0,0100
$+CaCl_2$	0,2610	0,2780	0,2740	+0,0120	+0,0130
$+NaCl$	0,2300	0,2390	0,2760	+0,0090	+0,0460
$+KCl$	0,2360	0,2440	0,2700	−0,0420	−0,0160
$+3CaCl_2$	0,2670	0,2860	0,3000	+0,0190	+0,0330
$+3NaCl$	0,3250	0,3030	0,2850	−0,0220	−0,0400
$+3KCl$	0,2990	0,3090	0,2870	+0,0100	−0,0120

увядания, но это увеличение не является постоянным следствием временного недостатка в водоснабжении.

Что касается влияния дополнительных доз солей, то следует отметить, что при всяком их увеличении содержание коллоидов в соке листьев возрастает, причем нитраты действуют несколько сильнее, чем хлориды, однако, трехкратные дозы последних столь же сильно увеличивают содержание гидрофильных коллоидов, как и нитраты. Двукратное увядание подчеркивает этот характер различий в действии ионов.

Изменения, внесенные в коллоидальную систему клеточного сока вторичным увяданием, не всегда являются углублением сдвигов

Таблица 5

Влияние увядания на урожай корня сахарной свеклы при различном минеральном удобрении

Варианты удобрений	Средний вес корня				
	в г			в % от неувядавших вариантов	
	без увядания	при однократном увядании	при двукратном увядании	при однократном увядании	при двукратном увядании
Контроль	256,08	177,77	106,59	69,42	41,62
$+Ca(NO_3)_2$	261,50	286,84	225,71	110,84	86,31
$+NaNO_3$	257,68	256,11	221,83	99,39	86,09
$+KNO_3$	286,75	270,47	222,40	94,32	77,56
$+3Ca(NO_3)_2$	425,00	258,97	222,55	60,93	52,39
$+3NaNO_3$	346,00	244,63	210,53	70,70	60,85
$+3KNO_3$	399,78	292,27	257,95	73,11	64,52
$+CaCl_2$	220,01	183,52	191,19	83,41	86,90
$+NaCl$	221,14	250,53	212,14	113,29	95,93
$+KCl$	255,44	217,99	155,88	85,37	61,02
$+CaCl_2$	207,49	209,23	174,53	100,84	84,11
$+3NaCl$	233,85	221,91	187,13	94,89	80,02
$+3KCl$	198,02	177,75	155,86	89,76	78,71

вызванных первым увяданием, и, повидимому, они в значительной степени связаны с дисперсионными свойствами ионов, поступающих в растение. Общий характер изменений таков, что хлориды при увядании вызывают большее увеличение коллоидности клеточного сока корня, чем нитраты; азотнокислый кальций при двукратном увядании вызывает понижение процента гидрофильных коллоидов, а хлористый кальций повышает количество их.

Таблица 6

Влияние увядания на содержание гидрофильных коллоидов в клеточном соке листьев сахарной свеклы в конце вегетационного периода

Варианты удобрений	Количество коллоидов в г на 100 см³ клеточного сока			Изменение содержания коллоидов в увядавших вариантах по сравнению с неувядавшими вариантами	
	без увядания	при однократном увядании	при двукратном увядании	при однократном увядании	при двукратном увядании
Контроль	0,426	0,355	0,504	−0,071	+0,078
+ $Ca(NO_3)_2$	0,428	0,510	0,457	+0,082	+0,029
+ $NaNO_3$	0,582	0,532	0,645	−0,050	+0,063
+ KNO_3	0,615	0,630	0,722	+0,015	+0,107
+ $3Ca(NO_3)_2$	0,558	0,450	0,555	−0,108	−0,003
+ $3NaNO_3$	0,525	0,613	0,590	+0,088	+0,065
+ $3KNO_3$	0,590	0,624	0,688	+0,034	+0,098
+ $CaCl_2$	0,449	0,529	0,463	+0,080	+0,054
+ NaCl	0,480	0,506	0,537	+0,026	+0,057
+ KCl	0,483	0,503	0,557	+0,020	+0,074
+ $3CaCl_2$	0,508	0,484	0,536	−0,024	+0,028
+ 3NaCl	0,504	0,561	0,490	+0,057	−0,014
+ 3KCl	0,538	0,638	0,666	+0,100	+0,128

Уменьшение количества гидрофильных коллоидов в клеточном соке может явиться следствием или дисперсии их до состояния растворимых форм углеводов и белков, или следствием коагуляции и передвижения из сферы клеточного сока в нерастворимую фазу клетки.

Из всех катионов, влияние которых на засухоустойчивость и накопление коллоидов исследовалось в данном опыте, Ca обладает наименьшими дисперсионными свойствами. Из анионов NO_3 по его физиологическому значению является в известном смысле „коагулятором“.

В клеточном соке корня варианта с однократной дополнительной дозой азотнокислого кальция после однократного увядания отмечено повышение количества коллоидов, а после двукратного — снижение. Утроенная доза той же соли уже после однократного увядания вызывает уменьшение процента гидрофильных коллоидов в соке, а вторичное увядание еще углубляет этот процесс. Повидимому, это явление обусловливается коагулирующими свойствами иона Ca, а там, где наряду с Ca вступает ион Cl, уже увядание вызывает увеличение количества коллоидов в клеточном соке, а вторичное увядание углубляет это влияние.

Ион Na, обладающий наиболее высокими дисперсионными свойствами, в сочетании с анионом NO_3 при увядании вызывает снижение содержания коллоидов в клеточном соке корня и тем значительнее, чем выше доза его. Двукратное увядание действует в том же направлении. В сочетании с анионом Cl в трехкратной дозе изменения, вызванные увяданием, в клеточном соке корня носят подобный же характер, а в однократной дозе при вторичном увядании

происходит не снижение, а повышение содержания коллоидов. При утроенных дозах это влияние проявляется уже после первого увядания, подтверждением чего является высокое содержание коллоидов в соке вариантов с дополнительными дозами хлоридов.

Различный характер изменений, отмечаемый в вариантах с одно- и трехкратными дозами азотнокислого калия, вероятно, связан с противоположным влиянием ионов K и NO_3 на дисперсность коллоидов в клетках растения.

Повышенные дозы нитратов, как выяснилось, влияют положительно на устойчивость урожая корня сахарной свеклы при временном недостатке влаги в почве.

Итак, сравнение в конце вегетационного периода содержания коллоидов в клеточном соке корня сахарной свеклы, не подвергавшейся увяданию и увядавшей 1 и 2 раза, указывает на неглубокие изменения в коллоидной системе клеточного сока, характер которых к тому же находится в связи с минеральным питанием культуры.

Однако в другом опыте, где прослеживалось состояние коллоидальной системы листьев и корня сахарной свеклы в зависимости от глубины увядания, мы наблюдали весьма глубокие изменения в состоянии „длительного увядания" и вслед за восстановлением влажности в сосудах испытуемых растений.

Опыт велся при полном минеральном удобрении (азот, фосфор, калий) по 0,1 г действующего начала на кг почвы. Почвенная культура, сосуды вместимостью на 10 кг. Свекла в возрасте 3—3,5 месяцев подвергалась увяданию в течение 2 недель снижением влажности до удвоенной гигроскопичности почвы. Пробы взяты: 1) перед снижением влажности; 2) в состоянии временного увядания, когда обнаруживалась потеря тургора листьями в дневные часы; 3) в состоянии „длительного увядания" и затем после поливки и восстановления тургора. В первой серии растения 2 раза доводились до состояния длительного увядания и оба раза взяты пробы, а по восстановлении тургора анализу подвергался материал, полученный после двукратного увядания. Помимо того, взяты для исследования растения через 7 дней после восстановления тургора, чтобы проследить, как долго сохраняются изменения коллоидной системы, вызванные увяданием.

Во второй серии в состоянии „длительного увядания" пробы брались: при появлении первых признаков увядания в утренние часы и второй раз через 7 дней после предыдущей. Проба при восстановлении тургора взята после глубокого „длительного увядания".

Гидрофильные коллоиды определялись в диффузионном соке по методу Думанского и Симоновой.

Приведенные цифры (табл. 7) показывают, что содержание гидрофильных коллоидов как в корнях, так и в листьях является величиной весьма подвижной, но, несмотря на это, картина изменений в их содержании под влиянием увядания намечается достаточно четкая.

Изменения содержания коллоидов в листьях более значительны, чем в корнях в увядающих растениях, и их процент оказывается тем относительно большим, чем глубже состояние увядания. По восстановлении тургора листьев после поливки происходит особенно сильное увеличение содержания коллоидов, которое в последующий период в значительной степени сглаживается.

Источником увеличения количества коллоидов при увядании сахарной свеклы являются растворимые углеводы, количество которых при этом снижается (табл. 8), а такой характер изменений в угле-

водно-коллоидном комплексе позволяет представить процессы, происходящие при увядании, как уплотнение растворимых углеводов до коллоидального состояния. Возможно, что часть коллоидов переходит в нерастворимое состояние, откладывается на целлюлозных стенках клетки и образует те особенности ксероморфной структуры, которыми отличаются растения сухих местообитаний или периодически испытывавшие недостаток влаги.

Накопление коллоидных масс на внутренней поверхности клеточных стенок наблюдала Щепкина у пустынных растений в период засухи, а также при увядании срезанных растений или подсушивании анатомических срезов их.

Таблица 7

Изменение содержания гидрофильных коллоидов в листьях и корнях сахарной свеклы при различной степени увядания

Состояние опытных растений	Листья: Процент коллоидов к абсолютно сухому веществу — опытные	Листья: Процент коллоидов к абсолютно сухому веществу — контрольные	Листья: Изменение содержания коллоидов в увядавших растениях по сравнению с неувядавшими	Корень: Процент коллоидов к абсолютно сухому веществу — опытные	Корень: Процент коллоидов к абсолютно сухому веществу — контрольные	Корень: Изменение содержания коллоидов в увядавших растениях по сравнению с неувядавшими
Серия I						
Оптимальное водоснабжение	—	15,5	—	—	4,90	—
Временное увядание	17,61	17,00	+0,61	6,00	3,88	+2,12
Длительное увядание I	19,72	16,20	+3,52	6,90	4,83	+2,07
Длительное увядание II	17,65	13,62	+4,03	4,52	4,34	+0,18
Восстановление тургора (начало)	24,20	16,68	+7,52	3,98	3,96	+0,02
Восстановление тургора (через 7 дней)	16,42	13,05	+3,37	8,67	8,25	+0,42
Серия II						
Оптимальное водоснабжение	—	15,20	—	—	4,83	—
Временное увядание	17,90	16,01	+1,89	4,80	4,51	+0,29
Длительное увядание (начало)	19,00	16,82	+2,18	4,66	4,08	+0,58
Длительное увядание (через 7 дней)	17,50	13,62	+3,88	3,35	4,34	—0,99
Восстановление тургора	29,20	16,68	+12,52	5,74	3,96	+1,78

Физиологическое значение такого изменения углеводно-коллоидного комплекса заключается в том, что при полимеризации углеводов освобождаются частицы воды, повидимому, используемые в процессах синтеза. Возможно также, что такой характер изменений содержания углеводов и коллоидов является реакцией на перегревание и защитой против вредного влияния этого фактора.

При потере тургора происходит накопление гидрофильных коллоидов, мицеллы которых отличаются меньшей величиной, а следовательно, большей адсорбционной поверхностью.

Пониженное водоснабжение, влекущее увядание растений, вызывает накопление гидрофильных коллоидов в клетках; одновременное снижение насыщения клеток водой, потеря объема дисперсионной среды должно повлечь за собой увеличение вязкости клеточного

сока, однако, нижеприведенные цифры показывают, что повышение вязкости клеточного сока при увядании происходит далеко не всегда, во многих случаях происходит даже снижение ее у увядавших растений (табл. 9).

Вязкость клеточного сока корня свеклы выше, чем сока листьев, вследствие богатства первых сахаром, повышающим концентрацию дисперсионной среды. Снижение же вязкости клеточного сока, наряду с увеличением количества гидрофильных коллоидов, определенное непосредственным анализом, может явиться только следствием уменьшения размеров коллоидальных мицелл.

Таблица 8

Изменение содержания сахаров в листьях и корнях сахарной свеклы при различной степени увядания

Состояние опытных растений	Листья: Процент сахаров к абсолютно сухому веществу — опытные	Листья: Процент сахаров к абсолютно сухому веществу — контрольные	Листья: Изменение содержания сахаров в увядавших растениях по сравнению с неувядавшими	Корень: Процент сахаров к абсолютно сухому веществу — опытные	Корень: Процент сахаров к абсолютно сухому веществу — контрольные	Корень: Изменение содержания сахаров в увядавших растениях по сравнению с неувядавшими
Серия I						
Оптимальное водоснабжение	—	14,75	—	—	66,30	—
Временное увядание	13,35	17,59	—4,24	57,36	68,21	—10,85
Длительное увядание I	10,42	15,85	—5,43	57,31	66,71	—9,40
Длительное увядание II	14,54	23,84	—9,30	63,81	63,97	—0,16
Восстановление тургора (начало)	24,05	19,06	+4,99	64,34	62,64	+1,70
Восстановление тургора (через 7 дней)	27,75	24,80	+2,95	72,99	69,89	+3,10
Серия II						
Оптимальное водоснабжение	—	15,96	—	—	66,71	—
Временное увядание	13,04	25,36	—12,32	67,60	68,97	—1,37
Длительное увядание (начало)	19,29	24,48	—5,19	72,06	72,30	—0,24
Длительное увядание (через 7 дней)	19,47	23,85	—4,38	60,38	63,97	—3,59
Восстановление тургора	21,44	19,06	+2,38	67,79	63,92	+3,87

Наряду со снижением вязкости клеточного сока увядавших растений в большинстве вариантов происходит снижение и поверхностного натяжения его (табл. 10). Повышение количества гидрофильных коллоидов, происходящее при увядании сахарной свеклы, должно было вызвать более значительное снижение поверхностного натяжения клеточного сока, чем то, которое наблюдалось, а это небольшое снижение, наряду с повышением количества коллоидов, позволяет притти к выводу о снижении положительной адсорбции коллоидов, т. е. об удержании поверхностью их меньшего слоя воды.

В опыте с повышенными дозами минеральных удобрений характер изменений содержания коллоидов под влиянием увядания разнообразен в разных вариантах и в значительной мере связан со свойствами ионов солей, внесенных в почву в избыточных количествах.

Так, увеличенные дозы хлористого калия, ионы которого обладают высокими дисперсионными свойствами, при увядании вызывают

снижение процента гидрофильных коллоидов как в листьях, так и в корнях. Высокие дозы суперфосфата, ионы которого обладают сильными коагуляционными свойствами, в состоянии „длительного увядания“ свеклы повышают процент гидрофильных коллоидов.

Таблица 9

Относительная вязкость клеточного сока листьев и корней сахарной свеклы при различной степени увядания

Состояние опытных растений	Листья		Корень	
	опытные	контрольные	опытные	контрольные
Серия I				
Оптимальное водоснабжение	—	1,983	—	3,312
Временное увядание	1,976	—	3,215	3,075
Длительное увядание I	1,937	1,908	3,222	3,031
Длительное увядание II	1,891	1,928	3,313	3,018
Восстановление тургора (начало)	1,779	1,912	3,362	3,788
Восстановление тургора (через 7 дней)	—	1,838	3,237	3,159
Серия II				
Оптимальное водоснабжение	—	1,937	—	3,222
Временное увядание	1,832	1,879	3.912	4,104
Длительное увядание (начало)	1,977	2,541	3,499	3,871
Длительное увядание (через 7 дней)	2,017	1,928	3,726	3,018
Восстановление тургора	1,573	1,912	3,430	3,788

Удвоенная и учетверенная дозы чилийской селитры, — оба иона которой с химической точки зрения обладают высокими диспергирующими свойствами, а с физиологической стороны ион NO_3, служащий источником синтеза высокомолекулярных органических соединений — белков, является в условном значении „коагулятором“, — при увядании вызывают увеличение количества гидрофильных коллоидов в листьях и уменьшение — в корне (табл. 11).

Таблица 10

Поверхностное натяжение клеточного сока листьев и корня сахарной свеклы при различной степени увядания (в динах на 1 см²)

Состояние опытных растений	Листья		Корень	
	опытные	контрольные	опытные	контрольные
Серия I				
Оптимальное водоснабжение	—	56,49	—	66,86
Временное увядание	58,99	59,91	70,15	71,86
Длительное увядание I	60,90	60,87	76,28	77,15
Длительное увядание II	60,85	63,46	68,65	69,82
Восстановление тургора (начало)	58,72	61,47	70,36	71,07
Восстановление тургора (через 7 дней)	58,38	51,22	68,81	66,80
Серия II				
Оптимальное водоснабжение	—	60,90	—	78,28
Временное увядание	66,49	67,87	72,88	73,00
Длительное увядание (начало)	54,27	54,81	64,86	66,42
Длительное увядание (через 7 дней)	60,71	64,46	70,67	69,82
Восстановление тургора	61,47	61,47	70,36	71,07

Для того, чтобы выявить связь между характером изменений содержания гидрофильных коллоидов и влиянием увядания на урожай сахарной свеклы, возвратимся к табл. 2, из которой видно, что наибольшая устойчивость к почвенной засухе, т. е. наименьшее снижение урожая продуктивной массы под действием ее, обнаружено в вариантах с повышенными дозами азота, а наибольшее снижение урожая наблюдалось в вариантах с повышенными дозами хлористого калия. При повышенных дозах селитры содержание коллоидов в листьях увеличивается, а в корнях снижается; в вариантах с хлористым калием при увядании происходит снижение количества гидрофильных коллоидов как в листьях, так и в корнях; при повышенных дозах суперфосфата возрастает содержание коллоидов при увядании как в листьях, так и в корнях.

Переходя к рассмотрению строения коллоидальной системы клеточного сока, рассмотрим физико-химические константы его: вязкость и поверхностное натяжение (табл. 12).

Увеличение дозы хлористого калия вызывает снижение вязкости клеточного сока листьев свеклы при нормальном водоснабжении, особенно сильно при учетверенной дозе KCl, тогда как поверхностное натяжение при удвоенной дозе повышается на 1,2, а при учетверенной — на 0,5 дины. При наличии пониженного количества

Таблица 11

Изменение содержания гидрофильных коллоидов в листьях и корнях сахарной свеклы под влиянием увядания при различном минеральном удобрении

Варианты удобрений	Листья: Процент коллоидов к абсолютно сухому веществу — опытные	Листья: Процент коллоидов к абсолютно сухому веществу — контрольные	Листья: Изменение содержания коллоидов в увядавших растениях по сравнению с неувядавшими	Корень: Процент коллоидов к абсолютно сухому веществу — опытные	Корень: Процент коллоидов к абсолютно сухому веществу — контрольные	Корень: Изменение содержания коллоидов в увядавших растениях по сравнению с неувядавшими
NPK	20,64	18,23	+2,41	5,08	5,24	—0,16
PKN_2	26,41	22,09	+4,32	6,01	7,44	—1,43
PKN_4	24,19	19,71	+4,48	7,04	8,99	—1,95
NKP_2	22,79	20,31	—2,48	16,28	11,71	+4,57
NKP_4	28,51	18,86	+9,65	5,26	5,10	+0,16
NPK_2	6,95	16,74	—9,79	4,58	9,96	—5,38
NPK_4	14,50	16,50	—2,00	5,09	6,60	—1,51

гидрофильных коллоидов такой характер изменений вязкости и поверхностного натяжения клеточного сока при повышенных дозах хлористого калия свидетельствует о внешнем расположении воды относительно коллоидных мицелл.

Минеральные соли, поглощаемые из почвы, в значительной степени изменяют состояние коллоидных мицелл, вызывая то коагуляцию, то дисперсию их, соответственно физико-химическим свойствам самих ионов.

При увеличении дозы натронной селитры вязкость клеточного сока корня повышается при удвоенной дозе на 0,006 в сравнении с контролем, а при учетверенной — на 0,2, вызывая снижение поверхностного натяжения в варианте PNK_4 на 1 дину.

Вязкость клеточного сока листьев свеклы, выросшей при повышенных дозах натронной селитры, снижается соответственно увели-

чению доз удобрения, тогда как поверхностное натяжение его при удвоенной дозе нитрата остается близким к таковому контрольного варианта, а при учетверенной — происходит снижение на 4 дины. Падение поверхностного натяжения при уменьшении процента коллоидов, найденное непосредственным определением, могло произойти вследствие изменения ориентации водной дисперсионной среды, т. е. сосредоточения молекул ее внутри ячеек коллоидальных мицелл.

Таблица 12

Относительная вязкость и поверхностное натяжение клеточного сока листьев и корней сахарной свеклы при различном удобрении и оптимальном водоснабжении

Варианты удобрений	Вязкость клеточного сока		Поверхностное натяжение клеточного сока в динах на 1 см²	
	листьев	корней	листьев	корней
NPK	1,882	3,855	61,49	69,18
PNK_2	1,866	3,861	61,07	71,44
PNK_4	1,841	4,058	57,30	70,44
NKP_2	1,944	3,272	59,64	71,28
NKP_4	1,883	3,266	60,64	71,74
NPK_2	1,865	3,354	62,64	75,25
NPK_4	1,683	3,411	61,97	77,52

Удвоенная доза суперфосфата вызывала увеличение количества гидрофильных коллоидов в листьях, а учетверенная — снижение. Соответственно содержанию коллоидов в листьях, вязкость клеточного сока их снижается при удвоенной дозе на 0,06, а при учетверенной — повышается до величины ее в соке контрольного варианта.

Изложенный материал свидетельствует о том, что засухоустойчивость сахарной свеклы связана не с богатством коллоидами растения в стабильном состоянии, а с рядом процессов, которые вызываются недостаточным водоснабжением в растительных тканях. Один из факторов, играющих важную роль среди других, — изменение содержания гидрофильных коллоидов — нами рассмотрен в ряде опытов и позволяет считать, что наступление почвенной засухи вызывает в системе коллоидов очень глубокие изменения, характер которых находится в большой зависимости от минеральных элементов, точнее, от физико-химических свойств ионов, преобладающих в минеральном питании растений. Из этого положения следует побочный, но важный по прикладному значению вывод, что регулированием минерального питания можно в значительной степени изменить степень засухоустойчивости данной культуры.

Преимущественное значение в засухоустойчивости сахарной свеклы имеет изменение содержания гидрофильных коллоидов в листьях ее, направленное в сторону накопления их при действии почвенной засухи. Снижение количества гидрофильных коллоидов в листьях при засухе является отрицательным моментом.

Характер изменений коллоидов при увядании не является лишь количественным; коллоиды изменяются также и качественно: меняется дисперсность коллоидов и взаиморасположение коллоидальной фазы и дисперсионной среды.

Положительная сторона изменений коллоидов, связанная с засухоустойчивостью, заключается не только и не столько в повышении водоудерживающей способности тканей, но и в отдалении момента

критического обезвоживания их, так как степень обезвоживания тканей не играет решающей роли в сохранении урожая на определенной высоте, а сохранение функций растения, обусловливающих накопление урожая, находится в связи с физиологическим влиянием ионов солей, от физико-химических свойств которых зависит тот или иной характер изменений коллоидов при действии засухи.

Состояние коллоидов в конце вегетационного периода у растений, временно подвергавшихся недостаточному водоснабжению, после восстановления водного режима возвращается к исходному состоянию; этот возврат не является полным, а оставленные следы не позволяют судить о характере изменений в состоянии увядания.

Выводы

1. Засухоустойчивость сахарной свеклы — свойство изменчивое; оно поддается регулированию внесением определенных комбинаций минеральных удобрений.

2. Внесение умеренно повышенных доз нитратов на фоне полного минерального удобрения оказывает положительное влияние на урожай сахарной свеклы в условиях засухи.

3. Повышение дозы суперфосфата оказывает более слабое положительное влияние на развитие продуктивной части свеклы — корня — в тех же условиях.

4. Повышенные дозы хлористого калия в условиях засухи влияют отрицательно.

Воронежская областная опытная станция
Лаборатория физиологии

Поступило
10. X. 1940

ЛИТЕРАТУРА

Белоусов М. А. Тр. ЦИНС, 18, 1931.
Думанский А. В. и Симонова Е. Ф. Изв. НИИ коллоидной химии, 1, 1934.
Туманов И. И. (a) Тр. по прикл. ботан., ген. и сел., 16, 4, 1926; (b) ibid., 22, 1, 1933.
Украдыга и Олексиюк. Сов. сахар, 10, 1934.
Щепкина Т. В. Ботан. журн. СССР, 18, № 3, 1933.
Spenger. Deut. Zuckerindustrie, 47, 1934.

R. A. BARINOVA and T. T. DEMIDENKO. THE INFLUENCE OF COLLOIDS ON THE DROUGHT STABILITY OF THE SUGAR BEET

Summary

1. The drought stability of sugar beet is a variable property: it can be controlled by the introduction of definite combinations of mineral manurings.

2. The introduction of moderately increased amounts of nitrates on the basis of a total mineral manuring exerts a positive influence on the harvest of sugar beet under drought conditions.

3. The increase of the amount of superphosphate exerts a weaker positive influence on the development of the productive part of the beet — of its root — under the same conditions.

4. Increased amounts of potassium chloride under the conditions of drought have a negative influence.

5. The degree of dehydration of tissues does not play a decisive rôle in the preservation of the harvest on a certain level and the preservation of functions of the plant. Stimulation of the harvest is connected with the physiological influence of salt ions, whose physico-chemical properties determine the character of changes in the colloids under the action of the drought.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1944 Classe des sciences biologiques

Р. А. БАРИНОВА

ВЛИЯНИЕ НИТРАТОВ И ХЛОРИДОВ НА УРОЖАЙ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ ПРИ ЗАСУХЕ

(Представлено академиком А. А. Рихтером)

Эксперименты показали, что влияние повышенных доз нитратов и хлоридов на урожай сахарной свеклы находится в большой зависимости от условий водного режима почвы. В условиях оптимального водоснабжения положительное влияние на урожай свеклы оказывают сильно повышенные дозы азота, которые вместе с тем вызывают понижение сахаристости и повышение коллоидности корня. Повышенные дозы хлоридов в тех же условиях угнетают рост продуктивной части свеклы — корня.

В условиях временного недостатка влаги повышение доз нитратов и хлоридов оказывается эффективным, однако, нитраты оказывают значительно большее положительное влияние, чем хлориды.

Умеренное повышение доз нитратов оказывает лучшее влияние; более значительные, трехкратные дозы от принятых в данных опытах менее эффективны при засухе и их отрицательное влияние усиливается с повторением засушливых периодов.

Из исследованных нитратов лучшее влияние в условиях недостаточного водоснабжения оказывает азотнокислый кальций, более слабое — азотнокислый натрий.

Настоящая работа является непосредственным продолжением работы, в которой исследовалось влияние временного недостаточного водоснабжения при внесении в почву повышенных доз нитрата, фосфата и хлористого калия в целях выявления влияния удобрений на устойчивость сахарной свеклы к почвенной засухе.

Полученные результаты, обнаружившие превосходство умеренно повышенной дозы чилийской селитры перед повышенными дозами суперфосфата и хлористого калия, заставили углубить исследование в направлении выявления действия анионов и катионов солей, вносимых в виде удобрений.

В предыдущей работе мы показали, что повышенные дозы хлористого калия понижают устойчивость сахарной свеклы к недостаточному водоснабжению, что выражается в меньшем урожае по сравнению с теми случаями, где удобрения вносились в оптимальном соотношении, обычно практикуемом в полевых и вегетационных опытах с сахарной свеклой.

Теоретические предпосылки не позволяли ожидать того результата, который был получен в опыте. Так, Рёссель утверждает, что „калий повышает устойчивость растений к неблагоприятным внешним условиям", тогда как азот в избытке „понижает устойчивость культур к факторам как метеоролого-климатического порядка, так и внешне-инфекционного".

Однако имеются указания, что азот при ярком освещении усиливает ассимиляционную деятельность и, следовательно, способен повысить урожай сухого вещества; калий же положительно влияет в условиях ослабленного освещения.

Обычно почвенная засуха является следствием продолжительного отсутствия осадков и сопровождается высоким напряжением атмосферных факторов — повышенной температурой воздуха и солнечной инсоляцией.

В этих условиях можно ожидать, что устойчивость сахарной свеклы, отличающейся большой жизнеспособностью, может быть изменена путем внесения в почву различных минеральных удобрений.

Исследуя влияние хлоридов на ассимиляционные процессы в корнеплодах, Баславская нашла при повышении доз хлоридов более высокое относительное содержание крахмала в клубнях картофеля, а определение энергии ассимиляции показало, что прибавление 12 м-экв. Cl в виде KCl и $CaCl_2$ к смеси Гельригеля значительно угнетало процесс фотосинтеза.

Мацков определял энергию газового обмена сахарной свеклы, выросшей без удобрения и при усиленном калийном удобрении, при различной продолжительности дня и нашел снижение энергии ассимиляции при усиленном калийном удобрении в вариантах, имевших 12- и 24-часовую продолжительность освещения. К сожалению, автор не указывает формы калийного удобрения, с которой он работал.

При изучении вопроса о засухоустойчивости растений укрепилось положение, что богатство углеводами и способность их к инверсии и переходу из сложных форм в простые при увядании является достаточным фактором для обеспечения устойчивости культур к засухе.

Источником этого утверждения являются работы Molisch, Horn u. Arns, которыми было показано, что при недостаточном водоснабжении в листьях растений исчезает крахмал и за счет его происходит накопление растворимых углеводов, главным образом сахарозы. Исходя из этих исследований, Васильеву, исследовавшему влияние засухи на превращение углеводов в пшенице, удалось установить четыре фазы разложения углеводов в связи со степенью увядания: 1) снижение содержания углеводов, вследствие снижения ассимиляции; 2) переход крахмала в сахарозу; 3) переход сахарозы в моносахариды и, наконец, 4) общее обеднение сахарами, повидимому, вследствие траты их в процессе дыхания. Положительная сторона этого процесса заключается в повышении осмотического давления клеточного сока, повышении его водоудерживающей способности и предохранении клетки от плазмолиза. Данные Васильева не были подтверждены Сказкиным, Бровциным и Сикстель, отметившими, что при увядании пшеницы инверсия углеводов наблюдается далеко не всегда.

Motess (a, b) и Смирнов установили распад белка и его иммобилизацию при увядании. Motess выносливость растений к засухе ставит в зависимость от степени распада белка и считает, что причиной смерти от засухи является слишком далеко зашедший протеолиз и вследствие этого нарушение плазменной структуры. С другой стороны, Seellhorst u. Willms указывают, что при недостаточной влажности растения больше накапливают азота, что объясняется большей его растворимостью, вследствие чего азотистые соединения как бы „вытесняют" из почвенного раствора другие минеральные вещества.

Общеизвестен факт, что сорта пшеницы, обладающие большей засухоустойчивостью, отличаются и большим содержанием белка в семенах. И этот признак не является чисто генетическим, а находится в большой зависимости от климатических условий, как это показал Тулайков (a, b).

Трубецкова и Семенова нашли, что, внося азот в оптимальных дозах и в оптимальные сроки, можно обеспечить устойчивость урожая пшеницы и его качество при почвенной засухе.

Эти данные приводят к мысли о влиянии высокой солнечной инсоляции и недостаточного водоснабжения на синтез белков в зеленом листе и о взаимосвязи „перегревания" растения с направлением его синтетической деятельности при воздействии ряда факторов, из которых слагается явление засухи. Достаточное же снабжение растения азотом, с учетом того, что в больших дозах азот отрицательно влияет на развитие и созревание культурных растений, может явиться положительным фактором в деле обеспечения нормальных физиологических процессов при наступлении неблагоприятных условий водоснабжения.

При разработке схемы опыта нас интересовали: анионы Cl и NO_3 в связи с обнаруженным противоположным влиянием их на урожай корня сахарной свеклы при временном снижении влажности почвы; катионы K и Na, как исследовавшиеся в предыдущем опыте; Ca в сочетании с Cl и NO_3, как нейтральный в физиологическом отношении ион, вносимый в почву в виде норвежской селитры; Na в соединении с Cl-ионом, вследствие обнаруженного рядом исследователей положительного влияния поваренной соли на урожай сахарной свеклы.

В целях обеспечения большей чистоты опыта и максимального учета возможных влияний со стороны зольных элементов питатель-

ного субстрата, опыт проведен на фоне уравновешенного раствора—питательной смеси Белоусова, разработанной для сахарной свеклы в песчаных культурах.

Контролем служила оригинальная смесь Белоусова. В одних вариантах опытов дополнительно вносился азот по 0,1 и 0,3 г на кг песка, в виде чистых солей $Ca(NO_3)_2$, KNO_3 и $NaNO_3$; в других вариантах вносились дополнительно хлористые соли в виде $CaCl_2$, KCl и NaCl в количествах, эквивалентных количествам нитратов в предыдущих вариантах.

Схема опыта

	Ca в г		Na в г		K в г	
	0,1	0,3	0,1	0,3	0,1	0,3
Смесь Белоусова + NO_3 . .	0,59	1,77	0,61	1,81	0,73	2,19
„ „ + Cl . .	0,40	1,20	0,42	1,26	0,54	1,62

Для опыта были использованы глиняные сосуды вместимостью 12 кг абсолютно сухого песка. Повторность опыта трехкратная. Посев произведен 23 мая. Всходы появились 29—30 мая. Поливка производилась в первые 2 дня снизу, через трубки, на третий день сверху до 70% от полной влагоемкости. В первый месяц в части сосудов влажность постепенно снижалась путем уменьшения поливки. С 10 по 15 июня влажность в этой части сосудов поддерживалась на уровне 40% от полной влагоемкости. 17 июня были отмечены первые признаки длительного увядания; влажность доведена до 20%. 18 и 19 июня сосуды не поливались, растения находились в состоянии ясно выраженного длительного увядания, 20 июня влажность во всех сосудах доведена поливкой до 70% влажности; такая влажность поддерживалась ежедневной поливкой до 1 августа. С 1 августа в части сосудов каждого варианта влажность снова постепенно снижалась до тех пор, пока растения достигли состояния длительного увядания, которое наступило 10 августа. 11 августа влажность в них снова доведена до 70% и на этом уровне поддерживалась до конца вегетационного периода.

Таким образом, мы имели: ряд вариантов, развивавшихся в течение всего вегетационного периода при 70% влажности; параллельный ряд, подвергавшийся увяданию один раз, и третий ряд, увядавший дважды. Сравнение урожая этих рядов в конце вегетационного периода позволяло выяснить не только влияние повышенных доз нитратов и хлоридов на урожай при временной засухе, но также и влияние предыдущего увядания, как метода „закаливания".

Прежде всего следует рассмотреть влияние солей на урожай при оптимальном водоснабжении (табл. 1).

Как видно из табл. 1, дополнительные дозы нитрата вызывали повышение урожая корня сахарной свеклы, а дополнительные дозы хлоридов — снижение.

Если мы попытаемся определить влияние катионов солей, то должны будем отметить следующее: калий в сочетании как с NO_3, так и с Cl оказывает большее положительное (с NO_3) или меньшее отрицательное (с Cl) влияние в небольших дополнительных дозах; при увеличении последних обнаруживается меньшее положительное или большее отрицательное влияние его. Натрий во всех вариантах

занимает промежуточное положение между K и Ca. Исключение составляет только утроенная доза хлористого натрия, которая вызывает прирост корня, превышающий таковой при однократной дозе NaCl и при трехкратных дополнительных дозах KCl и $CaCl_2$.

Таблица 1

Средний вес корня сахарной свеклы при повышенных дозах нитратов и хлоридов при оптимальном водоснабжении

Схема опыта	Средний вес корня	
	в г	в г
Смесь Белоусова (контрольная)	256,08	100[1]
„ „ + $Ca(NO_3)_2$	261,50	102,10
„ „ + $NaNO_3$	257,68	100,12
„ „ + KNO_3	286,75	111,98
„ „ + 3 $Ca(NO_3)_2$	425,00	178,85
„ „ + 3 $NaNO_3$	346,00	135,11
„ „ + 3 KNO_3	399,78	156,11
„ „ + $CaCl_2$	220,01	85,92
„ „ + NaCl	221,14	86,35
„ „ + KCl	255,44	99,75
„ „ + 3 $CaCl_2$	207,49	81,10
„ „ + 3 NaCl	233,85	91,32
„ „ + 3 KCl	198,02	77,37

В отношении же Ca в сочетании с анионами NO_3 и Cl трудно установить какую-нибудь закономерность. Давая наивысший эффект в виде нитрата кальция в утроенной дозе, превосходящий прирост веса корня от утроенных дополнительных доз других нитратов, Ca не обнаруживает своего превосходства перед другими катионами больше ни в одном варианте: ни при увеличении доз, ни в виде хлорида.

Таблица 2

Сахаристость корня сахарной свеклы при повышенных дозах нитратов и хлоридов при оптимальном водоснабжении

Схема опыта	Процент сахара к сырому весу	Относительная величина сахаристости
Смесь Белоусова (контрольная)	18,3	100[1]
„ „ + $Ca(NO_3)_2$	18,3	100
„ „ + $NaNO_3$	16,4	89,60
„ „ + KNO_3	18,2	99,50
„ „ + 3 $Ca(NO_3)_2$	13,8	75,90
„ „ + 3 $NaNO_3$	14,8	80,90
„ „ + 3 KNO_3	14,8	80,90
„ „ + $CaCl_2$	16,6	90,70
„ „ + NaCl	15,0	82,00
„ „ + KCl	16,7	91,30
„ „ + 3 $CaCl_2$	16,6	90,70
„ „ + 3 NaCl	15,8	86,50
„ „ + 3 KCl	16,4	89,60

[1] Принято за единицу сравнения.

Определение сахаристости корня (поляриметрическое) обнаружило (табл. 2), что небольшое повышение дозы азота в форме $Ca(NO_3)_2$ вовсе не снижает сахаристости, а в форме KNO_3 понижает ее только на 0,1%, тогда как $NaNO_3$, внесенный в эквивалентном предыдущим формам нитрата количестве, вызывает снижение процента сахара на 1,9. Такое же значительное снижение сахаристости наблюдается и при повышении дозы NaCl в сравнении с сахаристостью корня свеклы, выросшей при эквивалентных дополнительных дозах хлористых солей калия и кальция, при которых процент сахара достигает 16,7 и 16,6.

При увеличении дополнительной дозы азота в 3 раза наблюдается общее значительное понижение сахаристости (до 14,8% при KNO_3 и $NaNO_3$ и до 13,8% при $Ca(NO_3)_2$), тогда как при соответствующих дозах хлористых солей сахаристость сохраняется полностью или остается близкой к сахаристости одноименных вариантов с однократной дополнительной дозой хлоридов.

Таким образом, однократные дополнительные дозы азотнокислых кальция и калия не снижают содержание сахара в корне, а азотнокислого натрия — вызывают снижение сахаристости на 2%. Более значительное увеличение доз нитратов влечет за собой снижение сахаристости на 3,5—4,5%.

Повышенные дозы хлоридов в однократном размере снижают содержание сахара в корне на 1,5—2—3%, причем увеличение дозы в 3 раза не угнетает уже процесса сахаронакопления, а в некоторых случаях, как, например, при NaCl, вызывает увеличение процента сахара на 0,8 в сравнении с однократной дополнительной дозой той же соли. Следует отметить, что хлористый калий в утроенной дозе вызвал снижение содержания сахара на 0,3% в сравнении с однократной дозой одноименной соли.

Определение коллоидов осаждением их спиртом из клеточного сока, по несколько измененному методу Думанского, показало (табл. 3),

Таблица 3

Содержание коллоидов в клеточном соке корня сахарной свеклы при повышенных дозах нитратов и хлоридов при оптимальном водоснабжении

Схема опыта	Коллоиды	
	в г на 10 $см^3$ клеточного сока	в % к абсолютно сухому веществу корня
Смесь Белоусова (контрольная)	0,2655	8,711
» » + $Ca(NO_3)_2$	0,2685	9,643
» » + $NaNO_3$	0,2800	9,342
» » + KNO_3	0,3090	9,826
» » + 3 $Ca(NO_3)_2$	0,2280	10,410
» » + 3 $NaNO_3$	0,2930	11,669
» » + 3 KNO_3	0,2650	9,825
» » + $CaCl_2$	0,2610	8,544
» » + NaCl	0,3300	10,197
» » + KCl	0,2860	10,643
» » + 3 $CaCl_2$	0,2670	8,126
» » + 3 NaCl	0,3250	10,423
» » + 3 KCl	0,2990	8,951

что всякое увеличение доз нитратов или хлоридов влечет за собой увеличение количества гидрофильных коллоидов в клеточном соке корня. Исключение представляет только вариант с трехкратной до-

полнительной дозой азотнокислого кальция. В этом варианте весовое количество коллоидов в 10 см³ клеточного сока оказалось ниже, чем в соке контрольного варианта на 0,036 г, или на 13,6%. При одном и том же анионе и при одной и той же дозе соли наименьшее содержание гидрофильных коллоидов в клеточном соке корня наблюдается при повышенных дозах кальция и наибольшее — при повышенных дозах натрия. Исключением является только вариант с однократной дополнительной дозой $NaNO_3$, в котором количество гидрофильных коллоидов оказалось ниже, чем при той же дозе KNO_3.

Из сказанного можно сделать вывод, что при увеличении доз нитратов до однократной дополнительной величины, по принятой нами схеме, $Ca(NO_3)_2$ является солью, сообщающей неблагоприятные свойства в наименьших размерах, тогда как $NaNO_3$ — в наибольших. Учитывая же наибольшую урожайность при однократной дополнительной дозе KNO_3 и сохранение сахаристости, близкой к таковой контрольного варианта, следует отметить большое положительное значение этой соли.

При использовании в опыте однократного увядания (табл. 4) значительно меняется влияние дополнительных доз солей на урожай

Таблица 4

Средний вес корня сахарной свеклы при повышенных дозах нитратов и хлоридов при однократном увядании

Схема опыта	Средний вес корня		Процент от соответствующего неувядавшего варианта
	в г	в %	
Смесь Белоусова (контрольная) . .	177,77	100[1]	69,42
» » $+ Ca(NO_3)_2$	289,84	162,8	110,83
» » $+ NaNO_3$	256,11	144,1	95,51
» » $+ KNO_3$	270,47	152,1	94,32
» » $+ 3\ Ca(NO_3)_2$ . . .	258,97	145,7	60,93
» » $+ 3\ NaNO_3$	244,63	137,5	70,70
» » $+ 3\ KNO_3$	292,27	164,1	73,11
» » $+ CaCl_2$	183,52	103,1	83,42
» » $+ NaCl$	250,53	143,4	122,24
» » $+ KCl$	217,99	122,2	85.34
» » $+ 3\ CaCl_2$	209,23	117,7	100,84
» » $+ 3\ NaCl$	221,91	124,9	94,89
» » $+ 3\ KCl$	177,75	100,0	89,76

корня сахарной свеклы и на качество его. Повышение доз минеральных солей оказывает положительное влияние: вес корня во всех вариантах оказался выше, чем в контрольном. Так, например, при увеличении дополнительных доз нитратов втрое вес корня оказывается выше, чем в контрольном варианте, на 37—64%, но в сравнении с соответствующими неувядавшими вариантами он снижен до 60—73%.

Дополнительные дозы хлоридов также оказывают положительное действие на урожай при увядании, но в меньшей мере, чем дополнительные дозы нитратов. Вес корня по сравнению с одноименными неувядавшими вариантами при дополнительных дозах хлоридов оказывается меньше. Исключение составляет только вариант с однократной дополнительной дозой хлористого натрия, в котором вес корня по сравнению с неувядавшим вариантом выше на 22%.

[1] Принято за единицу сравнения.

Трехкратные дозы хлоридов оказывают большее положительное действие, нежели однократные дозы тех же солей.

Недостаточное водоснабжение временного характера, глубина которого нами отмечалась по состоянию листьев (состояние увядания), накладывает свое влияние также и на содержание сахара в корне в конце вегетационного периода.

Сахаристость растений, подвергавшихся увяданию один раз в сравнении с одноименными вариантами, не подвергавшимися увяданию, различна (табл. 5). В одних случаях наблюдается повышение

Таблица 5

Сахаристость корня при повышенных дозах нитратов и хлоридов при однократном увядании

Схема опыта	Процент сахара к сырому веществу	Разница в сравнении с неувядавшими вариантами
Смесь Белоусова (контрольная)	17,5	—0,8
» » + $Ca(NO_3)_2$	18,6	+0,3
» » + $NaNO_3$	17,4	+1,0
» » + KNO_3	14,4	—3,8
» » + 3 $Ca(NO_3)_2$	17,0	+3,2
» » + 3 $NaNO_3$	13,6	—1,2
» » + 3 KNO_3	14,8	0
» » + $CaCl_2$	16,6	0
» » + $NaCl$	18,2	+2,8
» » + KCl	17,2	+0,5
» » + 3 $CaCl_2$	17,4	+0,8
» » + 3 $NaCl$	14,0	—1,8
» » + 3 KCl	16,4	0

процента сахара при увядании, в других — снижение его. Необходимо отметить, что в контрольном варианте — при оригинальной смеси Белоусова, — вследствие увядания происходит довольно значительное снижение процента сахара (на 0,8), тогда как первые дополнительные дозы азотнокислого кальция и натрия вызывают повышение его в сравнении с соответствующими неувядавшими вариантами (первый на 0,3%, второй на 1%), вследствие чего после однократного увядания наиболее высокой сахаристостью отличаются корни при однократной повышенной дозе азотнокислого кальция; при однократной повышенной дозе азотнокислого натрия процент сахара почти такой же, как в контрольном варианте, тогда как при однократно повышенной дозе азотнокислого калия процент сахара ниже на 3,8 в сравнении с неувядавшим вариантом.

При увеличении дополнительных доз нитратов втрое сахаристость корня оказывается достаточно высокой только при азотнокислом кальции, нитраты калия и натрия вызывают депрессию сахаронакопления; при 3 $Ca(NO_3)_2$ сахаристость калия равна таковой при оптимальном водоснабжении, а при 3 $NaNO_3$ и 3 KNO_3 сахаристость снижена на 1,2% в сравнении с одноименным неувядавшим вариантом.

При повышенных дозах хлоридов реже отмечается снижение сахаристости при увядании; только трехкратная доза хлористого натрия вызывает сильное снижение сахаристости (—1,8%). Однократная дополнительная доза той же соли вызывала увеличение процента сахара на 2,8 в сравнении с неувядавшим одноименным вариантом.

Попытка определить влияние катионов на сахаристость корня при увядании приводит к необходимости признать наиболее постоянным положительное влияние за кальциевыми солями как в одно-, так и в трехкратных дозах, причем оно тем сильнее, чем выше доза кальция.

Соли натрия оказывают большое положительное влияние в однократных дозах, но не менее крупное отрицательное — в трехкратных дозах.

Влияние калия наиболее подвержено колебаниям в зависимости от сопутствующего ему аниона. Так, в сочетании с NO_3 в однократной дозе калий оказывает резкое отрицательное влияние на сахаристость, а с анионом Cl — слабое положительное; в трехкратных дозах и положительное и отрицательное действие под влиянием увядания сглаживается и приводит к равенству сахаристости в вариантах увядавших и неувядавших. Таким образом, калий обнаруживает тенденцию отрицательно влиять как на сахаристость, так и на урожай сахарной свеклы при увядании.

Что касается влияния анионов на содержание гидрофильных коллоидов в клеточном соке (табл. 6), то можно отметить, что хлориды в большей степени повышают содержание гидрофильных коллоидов, чем нитраты, что особенно рельефно проявляется в вариантах с трехкратными дозами солей.

Таблица 6

Содержание коллоидов в клеточнем соке корня сахарной свеклы при повышенных дозах нитратов и хлоридов при однократном увядании

Схема опыта	Коллоиды		Разность в сравнении с неувядавшими вариантами в г
	в г на 10 м^3 клеточного сока	в % к абсолютно сухому веществу	
Смесь Белоусова (контрольная) . .	0,2590	9,490	−0,0065
" " + $Ca(NO_3)_2$ . . .	0,2730	9,528	+0,0045
" " + $NaNO_3$	0,2720	9,683	−0,0080
" " + KNO_3	0,3060	11,630	−0,0030
" " + 3 $Ca(NO_3)_2$	0,2190	9,764	−0,0090
" " + 3 $NaNO_3$	0,2830	11,986	−0,0100
" " + 3 KNO_3	0,2730	10,913	+0,0080
" " + $CaCl_2$	0,2730	8,937	+0,0120
" " + NaCl	0,3290	10,830	−0,0010
" " + KCl	0,2441	10,136	−0,0420
" " + 3 $CaCl_2$	0,2860	9,007	+0,0190
" " + 3 NaCl	0,3030	10,261	−0,0220
" " + 3 KCl	0,3090	9,339	+0,0100

Является ли изменение в содержании гидрофильных коллоидов в клеточном соке следствием дисперсии их или следствием уплотнения и перехода в нерастворимое состояние, полученные данные не позволяют сделать определенного заключения, и изменения, вызванные однократным увяданием, удобнее рассматривать в связи с изменениями, внесенными вторичным увяданием.

Вторичное увядание нас интересовало главным образом в связи с вопросом о „закаливании“ и реакцией на увядание растений, предварительно подвергавшихся воздействию недостаточного водоснабжения. Вторичное снижение влажности в нашем опыте начато через 10 дней после восстановления оптимального водоснабжения. Основанием к этому служили исследования Зайцевой, Вальтера, Коло-

мийца, Туманова, показавших, что в первый период после восстановления тургора у увядавших растений при оптимальном водоснабжении энергия фотосинтеза значительно повышается, превосходя энергию у неувядавших растений, и лишь постепенно падает, приближаясь к норме — цифрам, характеризующим энергию ассимиляции у неувядавших растений. Этот процесс протекает в течение 7—10 дней с момента восстановления влажности почвы.

При вторичном увядании влажность постепенно снижалась в течение 10 дней, а в состоянии длительного увядания растения находились 1 сутки, после чего влажность во всех сосудах поддерживалась на уровне 70% до конца вегетационного периода.

Явление „закаливания" к почвенной засухе, по концепции Туманова, состоит в том, что растения, подвергавшиеся однажды увяданию, приобретают известную устойчивость и при повторном воздействии того же фактора последний уже не оказывает отрицательного влияния или оказывает значительно меньшее. Однако в нашем опыте положительного влияния „закаливания" не обнаружено (табл. 7). По-

Таблица 7

Средний вес корня сахарной свеклы при повышенных дозах хлоридов и нитратов при двукратном увядании

Схема опыта	Вес корня		Процент от соответствующего неувядавшего варианта
	в г	в % от контрольного	
Смесь Белоусова (контрольная)	106,59	100[1]	41,63
„ „ + $Ca(NO_3)_2$	225,71	212,0	90,14
„ „ + $NaNO_3$	221,83	204,2	89,60
„ „ + KNO_3	222,40	208,4	77,56
„ „ + 3 $Ca(NO_3)_2$	222,55	208,4	52,37
„ „ + 3 $NaNO_3$	210,63	198,1	60,90
„ „ + 3 KNO_3	257,95	242,0	64,77
„ „ + $CaCl_2$	191,19	179,4	86,90
„ „ + NaCl	212,14	199,1	95,93
„ „ + KCl	155,88	147,4	61,06
„ „ + 3 $CaCl_2$	174,53	163,9	84.11
„ „ + 3 NaCl	187,13	175,7	80,82
„ „ + 3 KCl	155,86	147,4	78,71

вышения веса корня в сравнении с соответствующими неувядавшими вариантами здесь не наблюдается; только в одном варианте, именно при однократной дополнительной дозе хлористого кальция, средний вес корня растений, подвергнутых двукратному увяданию, выше среднего веса корня соответственных вариантов, претерпевших однократное увядание.

Прежде всего бросается в глаза резкое снижение веса корня при оригинальной смеси Белоусова в варианте, служившем контрольным во всех случаях. Здесь вес корня снижается до 41% от неувядавшего варианта, т. е. устойчивость к недостаточному водоснабжению, в отношении накопления хозяйственно-полезной массы — корня, — оказалась наиболее низкой. Во всех других вариантах снижение веса корня менее значительно, и оно заслуживает рассмотрения в связи с влиянием анионных и катионных частей солей, внесенных в качестве дополнительного удобрения.

[1] Принято за единицу сравнения.

Необходимо отметить, что после вторичного увядания средний вес корня при одно- и трехкратных дозах нитратов сближается как в отношении абсолютных величин, так и по отношению к увядавшему контрольному варианту; что же касается веса корня, то при трехкратных дополнительных дозах нитратов снижение его, как и при первом увядании, достигает более значительных размеров, чем при однократных дополнительных дозах. После вторичного увядания более четко проявляется лучшее влияние однократных дополнительных доз как хлоридов, так и в особенности нитратов.

При дополнительных дозах хлоридов вес корня не достигает 200% от контроля, а при повышенных дозах нитратов он превышает 200%. Наименьшее снижение веса корня наблюдается при однократных дополнительных дозах нитратов. Трехкратные дозы хлоридов, как и при оптимальном водоснабжении, оказывают несколько большее отрицательное влияние, чем однократные дозы.

Обращаясь к выяснению влияния катионов при двукратном увядании, необходимо отметить отрицательную роль повышенных доз калия, которая проявляется в наибольшем снижении веса корня во всех случаях, кроме варианта с утроенной дозой KNO_3, где отрицательное влияние оказывается менее выраженным.

На первом месте по наименьшему отрицательному влиянию среди азотных вариантов в однократной дозе следует поставить Ca, а среди хлоридов — Na, при котором получен, как и при однократном увядании, наиболее высокий вес корня и наименьшее снижение его при увядании. В известной степени соперничает с ним и $CaCl_2$, отодвигая на последнее место хлористый калий как по данным урожайности, так и по „устойчивости".

Определение сахаристости корня растений, подвергавшихся двукратному увяданию, и сопоставление сахаристости корней растений, не подвергавшихся увяданию и увядавших один раз, обнаруживает чрезвычайно сложную картину, не укладывающуюся в схемы (табл. 8).

Таблица 8

Сахаристость корня при повышенных дозах нитратов и хлоридов при двукратном увядании

Схема опыта	Процент сахара по отношению к сырому веществу	Разница в сравнении с неувядавшим вариантом	
		при вторичном увядании	при первом увядании
Смесь Белоусова (контрольная)	19,0	+0,7	−0,8
„ „ + $Ca(NO_3)_2$	18,2	−0,1	+0,4
„ „ + $NaNO_3$	16,4	0	+1,0
„ „ + KNO_3	17,5	−0,7	−3,8
„ „ + 3 $Ca(NO_3)_2$	17,0	+3,2	+3,2
„ „ + 3 $NaNO_3$	16,4	+1,6	−1,2
„ „ + 3 KNO_3	15,4	+0,6	0
„ „ + $CaCl_2$	16,8	+0,2	0
„ „ + NaCl	13,4	−1,6	+2,8
„ „ + KCl	16,4	−0,3	+0,5
„ „ + 3 $CaCl_2$	19,2	+2,6	+0,8
„ „ + 3 NaCl	14,0	−1,8	−1,8
„ „ + 3 KCl	16,4	0	0

В контрольном варианте — оригинальной смеси Белоусова — процент сахара оказался повышенным не только в сравнении с тем же

вариантом, подвергавшимся увяданию один раз, но и в сравнении с неувядавшим вариантом. Здесь контрольный вариант по высоте сахаристости оставляет позади себя все другие.

Наибольшее постоянство в содержании сахара после двукратного увядания отмечается в нитратных вариантах, где при однократных дозах наблюдается выравнивание сахаристости с вариантами, не подвергавшимися увяданию, и сглаживание повышения процента сахара, вызванного первым увяданием. Видимым исключением является вариант с однократной дозой азотнокислого калия, где удерживается снижение сахаристости; однако, если сравнить снижение, вызванное вторичным увяданием с таковым же после первого увядания, то оно оказывается значительно меньшим, т. е. увеличение сахаристости при вторичном увядании и здесь имеет место, но оно не покрывает того снижения, которое вызвано первым увяданием. Еще большее повышение сахаристости наблюдается при вторичном увядании при утроенных дозах нитратов, вследствие чего как сахаристость, так и урожайность свеклы в вариантах с одно- и трехкратными дополнительными дозами нитратов сближаются.

Хлористые варианты после повторного увядания обнаружили наибольшие колебания сахаристости. Там, где однократное увядание вызывало повышение сахаристости (как при KCl и NaCl), вторичное увядание вызвало снижение и тем более значительное, чем большим было повышение после первого увядания. В вариантах же с трехкратными дозами хлористых калия и натрия вторичное увядание изменений в сравнении с однократным увяданием не вносит.

В вариантах с дополнительными дозами хлоридов наибольшая устойчивость и неуклонный рост сахаристости отмечается при кальции, который не обнаруживает отрицательного влияния на сахаристость при увядании и в сочетании с анионом NO_3, где вторичное увядание также не повлекло снижения процента сахара в сравнении с соответствующим неувядавшим вариантом.

В противоположность кальцию, хлористые соли натрия оказывают наибольшее отрицательное влияние на сахаристость корня, тогда как на „устойчивость" урожая, как указывалось выше, их положительное влияние выше, чем других хлоридов. Хлористый калий по своему влиянию на сахаристость занимает промежуточное положение между солями кальция и натрия.

Что касается содержания коллоидов в клеточном соке корня, то следует отметить, что хлористые соли сообщают клеточному соку более высокое содержание гидрофильных коллоидов, чем азотнокислые. Нитрат кальция при двукратном увядании вызывает снижение процента гидрофильных коллоидов, а хлористый кальций — повышение.

Снижение количества гидрофильных коллоидов может являться следствием двух противоположных процессов дисперсии их до кристаллоидного состояния, с одной стороны, и коагуляции до нерастворимого состояния и передвижения из сферы исследуемого нами клеточного сока, с другой стороны.

Из трех исследованных нами катионов кальций обладает наименьшими дисперсионными свойствами. Анион NO_3 по своему физиологическому значению в растении служит в известном смысле „коагулятором", так как является источником синтеза высокомолекулярных органических веществ — белков. При однократной дозе азотнокислого кальция при первом увядании отмечено повышение количества гидрофильных коллоидов в клеточном соке, а при вторичном — снижение. При трехкратной дозе той же соли уже первое увядание вы-

зывает снижение количества гидрофильных коллоидов, а вторичное увядание только углубляет этот процесс.

Это явление, повидимому, обусловлено коагулирующими свойствами Са-иона. Там, где наряду с Са выступает Cl с его дисперсионными свойствами, уже первое увядание вызывает увеличение количества гидрофильных коллоидов; вторичное же увядание еще более усугубляет этот процесс.

Таблица 9

Содержание коллоидов в клеточном соке корня сахарной свеклы при повышенных дозах нитратов и хлоридов при двукратном увядании

Схема опыта	Коллоидов		Разница в сравнении с неувядавшим вариантом	
	в г на 10 $см^3$ клеточного сока	в % от абсолютно сухого вещества	при вторичном увядании	при первом увядании
Смесь Белоусова (контрольная)	0,3350	10,479	+0,0695	−0,0065
» » + $Ca(NO_3)_2$	0,2260	7,874	−0,0425	+0,0045
» » + $NaNO_3$	0,2660	9,917	−0,0140	−0,0080
» » + KNO_3	0,2930	9,781	−0,0160	−0,0030
» » + 3 $Ca(NO_3)_2$	0,2100	8,453	−0,0180	−0,0090
» » + 3 $NaNO_3$	0,2165	8,633	−0,0765	−0,0100
» » + 3 KNO_3	0,2750	10,776	+0,0100	+0,0080
» » + $CaCl_2$	0,2740	8,945	+0,0130	+0,0120
» » + NaCl	0,3120	11,396	−0,0180	−0,0010
» » + KCl	0,2700	10,006	−0,0160	−0,0420
» » + 3 $CaCl_2$	0,3900	10,297	+0,0330	+0,0190
» » + 3 NaCl	0,2850	9,866	−0,0400	−0,0220
» » + 3 KCl	0,2870	9,448	−0,0120	+0,0100

Ион Na, обладающий наиболее сильными дисперсионными свойствами, в сочетании с анионом NO_3 при увядании вызывает снижение количества гидрофильных коллоидов в корне свеклы и тем более значительно, чем больше доза его. Вторичное увядание углубляет этот процесс. В сочетании с анионом Cl в трехкратной дозе изменения, вызванные увяданием, носят подобный же характер, а в однократной дозе при вторичном увядании происходит не уменьшение, а увеличение количества гидрофильных коллоидов.

Влияние увядания при повышенных дозах калийных солей выражается в более разнообразных изменениях. Различный характер изменений, наблюдающихся при одно- и трехкратных дозах азотнокислого калия, повидимому, связан с антагонистическим влиянием ионов K и NO_3 на дисперсность коллоидов. При однократной дополнительной дозе NO_3 довольно быстро уходит из сферы реакции, претерпевая превращения в процессе синтеза белков, используемых в процессе роста; при этом содержание гидрофильных коллоидов снижается. При увеличении дозы азотнокислого калия в 3 раза содержание гидрофильных коллоидов повышается.

При однократной дополнительной дозе KCl вторичное увядание не усугубляет, а сглаживает начавшийся процесс снижения коллоидов, а при трехкратной дозе предыдущее увеличение сменяется снижением содержания коллоидов. Аналитических и теоретических предпосылок для объяснения такого характера изменений мы не имеем.

Учет урожая хозяйственно-полезной массы сахарной свеклы — корня — в этом опыте показал что повышенные дозы азота в виде нитратов оказывают положительное влияние на сохранение урожая при временном недостатке влаги в почве. При известных условиях, точнее, при известном сочетании катионных и анионных групп, увядание может вызвать даже повышение урожая.

Учитывая высокое напряжение метеорологических факторов вегетационного периода 1936 г. в Воронежской области, характеризовавшееся крайне низкой относительной влажностью воздуха, высокой температурой и высокой солнечной инсоляцией, можно говорить о влиянии не только почвенной засухи, но также и атмосферной; поэтому в дальнейшем мы будем говорить о влиянии катионов и анионов солей на урожай сахарной свеклы при засухе.

Весьма интересно обнаруженное повышение веса корня при повышенных дозах нитратов на фоне уравновешенного раствора — питательной смеси Белоусова — уже и при оптимальном водоснабжении. Это может быть объяснено различием климатических условий Московской области, где работал Белоусов, и Воронежской, где проведены наши опыты, и особенно метеорологическими условиями данного года.

Необходимо здесь же отметить, что полученное повышение урожая, вследствие увеличения доз нитратов, не следует ожидать безграничным. В другом ряде опытов, где азот вносился дополнительно из расчета удвоенной и утроенной дозы, принятой в смеси Белоусова (1,11 г на 1 кг песка), что превышало количества азота, дополнительно внесенного по нашей схеме вдвое, утроенная доза нитрата свела развитие корня к минимуму.

Наши опыты подтвердили результаты опытов предыдущего года, когда урожай корня сахарной свеклы и устойчивость ее к почвенной засухе повышались дополнительными дозами азота и снижались избытком хлоридов, именно хлористого калия.

При сочетании аниона NO_3 с известным катионом можно избежать снижения сахаристости корня вследствие избытка азота.

В наших опытах нашло также подтверждение положительное влияние увядания на урожай, однако, повидимому, оно не является безусловным, и развитие ксероморфной структуры, как следствие увядания, может ограничивать положительное влияние повышения энергии фотосинтеза. Избыток удобрений, снижающих энергию ассимиляции, как, например, хлориды, может понизить реакцию растения на восстановление тургора после увядания повышением ассимиляционной деятельности.

Что касается положительной роли „закаливания", то при однократной дозе нитратов вторичное увядание вызвало большее снижение урожая, чем первое; следовательно, устойчивость к засухе не повысилась. При трехкратных дозах азота потери, вызванные вторичным увяданием, также возросли; однако расхождение между первой и второй реакцией при однократных дозах больше, чем при трехкратных, что приводит к нивеллированию влияния тех и других доз на урожай корня после второго увядания. Почти то же можно сказать и о хлористых вариантах.

В отношении влияния на урожай корня при временном или перемещающемся недостаточном водоснабжении из нитратов предпочтение должно быть в первую очередь отдано азотнокислому кальцию и во вторую очередь азотнокислому натрию. Калийная соль нитрата при засухе оказывает наиболее слабое положительное влияние.

Повидимому, для засушливых условий соотношение удобрений

должно быть несколько изменено в сторону повышения доз азота в виде нитрата, но при этом большого избытка следует избегать.

Избыток хлоридов в засушливых условиях, как и при оптимальном водоснабжении, отличается весьма слабыми положительными свойствами, а отрицательная роль их усугубляется с повторением увядания. При этом необходимо отметить, что избыток хлористого калия обладает наибольшими отрицательными свойствами в сравнении с другими исследованными нами хлоридами.

Избытку хлорида в форме NaCl следовало бы отдать предпочтение, так как он сообщает устойчивость урожаю корня при недостаточном водоснабжении, но так как влияние его на сахаристость оказалось отрицательным, то и эта соль в избытке от той минимальной дозы, которая вносится в смеси Белоусова, не может быть рекомендована.

Наибольшими положительными свойствами среди хлоридов отличается $CaCl_2$, но так как эта соль не вносится в качестве удобрения в практике сельского хозяйства, то полученный результат представляет только теоретический интерес.

Характеристику явления засухоустойчивости следует искать не в стабильных факторах, а в своеобразных и характерных реакциях, обусловливающих нормальную жизнедеятельность растения при наступлении условий, из которых слагается явление засухи. Эти процессы изменчивы и допускают активное вмешательство изменением минерального питания.

Выводы

1. В условиях кратковременной засухи положительное влияние на урожай сахарной свеклы оказывают повышенные дозы азота в виде нитратов.

2. Повышенные дозы хлористых солей в тех же условиях хотя и повышают устойчивость свеклы к почвенной засухе, но действие их значительно слабее, чем нитратов.

3. Влияние нитратов на устойчивость сахарной свеклы к засухе не ограничивается только положительным действием усиленного азотного питания; сопутствующий катион также оказывает свое влияние.

4. В качестве удобрения для сахарной свеклы в условиях засухи предпочтительнее пользоваться норвежской селитрой, используя во вторую очередь чилийскую.

Пользуюсь случаем выразить глубокую благодарность проф. Т. Т. Демиденко, под руководством которого проведена работа.

Воронежская областная
опытная станция

Поступило
10.X.1940

ЛИТЕРАТУРА

Баславская С. С. и Сыроешкина М. И. Хим. соц. землед., 10, 1936.
Белоусов М. А. Сб. сектора химизации ЦИНС, 1935.
Вальтер О. А., Бровцина В. Л. и Лебединцева Е. В. Тр. лабор. биохим. и физиол. АН СССР, 1, 1934.
Васильев И. М. Тр. по прикл. ботан., ген. и сел., 27, 5, 1931.
Демиденко Т. Т. и Баринова Р. А. Изв. АН СССР, 2, 1937.
Зайцева А. А. Изв. АН СССР, 1, 1935.
Коломиец Н. А. Тр. лабор. физиол. и биохим. АН СССР, 1, 1934.
Мацков Ф. Ф. Научн. зап. по сах. промышл., Киев, VIII, 10, 1929.
Петинов Н. С. (a) Тр. комиссии по ирригации, 3, 1934; (b) 8, 1936.
Петинов Н. С. и Колодязная О. И. Тр. комиссии по ирригации, 8, 1936.
Рёссель Э. Почвенные условия и рост растений, М., 1931.

Сказкин Ф. Д., Бровцина В. Л. и Сикстель Д. А. Тр. по прикл. ботан., IV, 14, 1935.
Смирнов А. И. Табаковедение, III, 1933.
Трубецкова О. М. и Семенова О. С. Тр. комиссии по ирригации, 8, 1936.
Тулайков Н. М. (а) Журн. опытн. агр., 14, 1913; (b) 15, 1914.
Туманов И. И. Тр. по прикл. ботан., ген. и сел., 16, 4,1926 и др.
Molisch. Ber. deutsch. botan. Gesellsch., 39, 1921.
Motess. (a) Ber. deutsch. boran. Gesellsch., 66, 1926; (b) Planta, 1931.
Seelhorst u. Willms. Journ. f. Landw. 4, 1898.

R. A. BARINOVA. THE INFLUENCE OF NITRATES AND CHLORIDES ON THE HARVEST OF THE SUGAR BEET UNDER DROUGHT CONDITIONS

Summary

The object of the present paper consists in the investigation of the action of anions and cations of salts introduced as manurings on the harvest of the sugar beet in case of drought.

The experiments were caried out in sand cultures. In order to ensure greater accuracy of the experiment and highest possible consideration of potential influences of mineral elements of the nutritive substrate, the experiment was carried out with the help of a balanced solution — of the nutritive mixture of Beloussov.

In previous series of experiments nitrogen was supplementary introduced in the amount of 0.1 and 0.3 per kg of sand, in the form of pure salts.

In other series chloride salts in the form of $CaCl_2$, KCl and NaCl were supplied in the amount equivalent to that of the nitrates.

A temporary „drought“ was created by reducing the humidity of the soil decreasing its watering.

As a result of the investigations the author has arrived at the following conclusions:

1. Under conditions of drought of short duration increased amounts of nitrogen in the form of nitrates exert a positive influence on the harvest of sugar beet.

2. Increased amounts of chloride salts raise the stability of the beet with respect to the soil drought to a much smaller extent than the nitrates.

3. The influence of nitrates on the stability of sugar beet to the drought is not limited to the positive action of the increased nitrogen nurishment, a certain influence is due to the concomitant cation as well.

4. As manuring for sugar beet under drought conditions Norwegian saltpetre should be used in preference; cilean saltpetre being less effective.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1944 Classe des sciences biologiqnes

В. А. НОВИКОВ

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ДНЯ НА ОПАДАНИЕ БУТОНОВ И КОРОБОЧЕК У ХЛОПЧАТНИКА

(Представлено академиком А. А. Рихтером)

Исследования Gendriks и Harvey показали, что растения некоторых видов нуждаются для нормального развития в ежедневном темном периоде, без чего бутоны у них, не распускаясь, опадают. Иногда для того, чтобы бутоны нормально распускались, достаточно даже непродолжительного темного периода. Изучением значения фотопериодизма для растений занимался ряд авторов. В частности, Garner и Allard отмечают, что уменьшение продолжительности дня (удлинение темного периода суток) оказывает побуждающее влияние на процесс осеннего листопада. Это подтверждается также работами Мошкова и Kramer.

Исследования Константинова показали, что при укорочении светлой части суток у многолетних форм хлопчатника, не цветущих при обычной продолжительности естественного ташкентского дня, образуются неопадающие бутоны. Ракитин отмечает то же для американского хлопчатника (Gossypium hirsutum), выращиваемого в Москве в условиях оранжереи: при большой продолжительности дня бутоны опадали и не доходили до раскрытия; при искусственном же укорочении дня до 10 часов бутоны не опадали и растение цвело. Автор объясняет это уменьшением процессов роста и в связи с этим перераспределением питательных веществ, идущих в этом случае на питание бутонов, в то время как при большой продолжительности дня эти вещества идут для питания верхушек.

Вполне возможно, что результаты работы Ракитина определились условиями Москвы; интенсивность света здесь в зимнее время и особенно в оранжерее очень низкая, что само по себе может явиться побудителем сбрасывания бутонов. По опытам Molisch и Wiesner у разных растений листья в темноте опадали при прочих равных условиях скорее, чем на свету.

Ввиду того, что причины, вызывающие сбрасывание плодов и плодовых почек в общем те же, что и вызывающие опадание листьев (Molisch, Hannig), есть возможность использовать данные по опаданию листьев для изучения сбрасывания репродуктивных органов хлопчатника. Специальные исследования Knight показали, что даже не полное исключение света, но значительное уменьшение его интенсивности приводит к тому, что сбрасывание репродуктивных образований хлопчатником увеличивается. Сильное затенение грубой мешечной тканью дополнительно отразилось на сбрасывании как бутонов и коробочек, так и на опадании листьев. Влияние затенения на развитие плодов отмечает также Любименко. Mason объясняет наблюдающееся возрастание сбрасывания репродуктивных органов у

хлопчатника во время пасмурной погоды влиянием уменьшения интенсивности света.

При уменьшении интенсивности света растения, благодаря усилению процессов роста, сильно вытягиваются. Сильный рост у хлопчатника является побудителем сбрасывания репродуктивных органов. Вероятно, поэтому Ракитину удавалось уменьшать опадание репродуктивных органов хлопчатника, замедляя рост его путем укорочения дня.

Наблюдения Константинова являются специфическими для многолетних форм хлопчатника в условиях Ташкента. Их нельзя, очевидно, использовать как указание, что короткий день вообще уменьшает сбрасывание. Многолетние формы хлопчатника в условиях Ташкента только к концу лета, когда естественный день укорачивается, образуют бутоны. В летнее же время, когда день длинный, бутоны не образуются в связи с тем, что не проходит световая стадия развития (Лысенко и Презент). Бутоны, образующиеся в конце лета, когда день укорачивается и световая стадия проходит, опадают в силу того, что синтез органических веществ в это время по температурным и другим условиям резко снижается, а потребность в продуктах синтеза очень большая, так как за лето у этих растений образуется громадная масса. Искусственно укорачивая день, начиная с весны, мы достигаем того, что световая стадия проходит с начала лета. Бутоны, образующиеся в это время, могут быть обеспечены продуктами синтеза лучше, чем образующиеся в конце лета и осенью, так как в этот момент синтез органических веществ протекает интенсивно. Поэтому и опадают эти бутоны в меньшей степени, чем образующиеся при естественном укорочении дня.

В приведенном выше рассуждении причина опадания репродуктивных органов сводится к ухудшению снабжения развивающихся генеративных образований продуктами синтетической деятельности растения. Это предположение имеет под собой некоторое основание. Так, опыты Vöchting показали, что листья, у которых подавляется ассимиляция углекислоты, испытывают расстройства, рано или поздно приводящие их к отмиранию и сбрасыванию. Сильное сбрасывание бутонов и коробочек у хлопчатника при уменьшении интенсивности света во время пасмурной погоды Mason объясняет уменьшением фотосинтеза. В связи с этим ухудшается снабжение бутонов и коробочек органическими веществами, приводящее к понижению их сосущей силы и к уменьшению способности поглощать воду, следствием чего и является понижение темпа роста и быстрое опадание. Доказательство значения фотосинтеза Mason видит в опыте с обрыванием с куста хлопчатника всех листьев. В этом случае наблюдается почти полное опадание бутонов и молодых коробочек. Не отрицая ценности предположения Mason, что уменьшение фотосинтеза побуждает сбрасывание, следует отметить, что для подтверждения этого предположения приведенные в работе Mason данные недостаточно убедительны. Такое сильное повреждение растения, как обрывание всех листьев, могло вызвать интенсивное опадание само по себе, независимо от прекращения фотосинтеза и передвижения продуктов синтеза к бутонам и коробочкам. Чтобы доказать значение количества продуктов фотосинтеза для сбрасывания репродуктивных органов, удобно применить уменьшение длины дня. Сравнительное изучение фотосинтеза у проса и овса при различной продолжительности дня, проведенное Тагеевой, показало, что фотосинтез у растений в светлый период как при коротком дне, так и при длинном (естественном) одинаков. Отсюда можно полагать, что общий итог фотосинтеза и

урожай сухой массы у растений, выращивавшихся при коротком дне, будет меньше, чем у растений при длинном дне. Исследования Чайлахяна показали большее содержание в листьях растворимых углеводов (сахаров) при большей продолжительности дневного освещения у всех растений, независимо от их фотопериодической реакции. Можно заключить: поскольку продукция растением органического вещества при коротком дне меньше, то должно быть и худшее снабжение этими веществами развивающихся бутонов и коробочек. А если опадание бутонов и коробочек зависит от снабжения органическими веществами, то при коротком дне оно должно быть больше.

Опыты по изучению влияния длины дня на сбрасывание репродуктивных органов проводился мною в Ташкентском сельскохозяйственном институте в 1938 г. в вегетационных сосудах. Монтировка сосудов производилась по методике автора[1]. Сосуды вмещали 20 кг абсолютно сухой почвы. Почва, местный серозем со старопашки, перед набивкой сосудов удобрена из следующего расчета: на каждые 20 кг почвы азота — 1 г, P_2O_5 — 3 г, калия — 1 г[2]. Во время вегетации было дано: азота в период бутонизации — 3 г, в начале цветения — 2 г; фосфора в период бутонизации — 2 г, в начале цветения — 2 г и в середине цветения — 2 г. Влажность почвы поддерживалась на протяжении всего вегетационного периода около 60% от полной влагоемкости. Для опыта было взято два сорта хлопчатника: египетский хлопчатник (Gossypium barbadense) — сорт Пима и американский хлопчатник (Gossypium hirsutum) — сорт № 8517. Повторность в опыте десятикратная.

Испытывалось влияние различной продолжительности дня: длинный день — естественный ташкентский и короткий — 10-часовой. Короткий день применялся с момента появления всходов. Даты появления всходов, начала цветения и начала созревания приведены в табл. 1.

Таблица 1

Варианты	Даты				
	посева	появления всходов	начала бутонизации	начала цветения	начала созревания
Пима (естественный ташкентский день)	13/V	17/V	19/VI	20/VIII	17/IX
Пима (10-часовой день)	13/V	17/V	11/VI	6/VIII	23/VIII
Ускорение при 10-часовом дне на:			8 дней	14 дней	25 дней
№ 8517 (естественный ташкентский день)	13/V	17/V	11/VI	9/VII	1/IX
№ 8517 (10-часовой день)	13/V	17/V	6/VI	30/VI	11/VIII
Ускорение при 10-часовом дне на:			5 дней	9 дней	21 день

Из табл. 1 видно резкое ускорение в развитии растений как сорта Пима, так и № 8517 при укороченном дне. Это не согласуется с наблюдениями Константинова, который испытывал влияние различной

[1] См. описание у Соколова, Ахромейко и Панфилова.
[2] Азот вносился в форме $(NH_4)_2SO_4$, фосфор — в форме двойного суперфосфата, калий — в форме KCl.

фотопериодики на разнообразные сорта хлопчатника. Он нашел, что наиболее интенсивно реагируют хлопчатники из экваториального пояса. По мере перехода к хлопчатникам из пунктов больших географических широт реакция становится менее интенсивной. Скороспелые однолетние хлопчатники совершенно не реагируют на изменение длины дня. Слабо реагируют египетские сорта и среднеспелые и позднеспелые сорта американского хлопчатника.

Отсутствие ускорения развития скороспелых сортов хлопчатника при коротком дне в опытах Константинова объясняется, по всей вероятности, неполным исключением света в некоторые часы темного периода. Большие сдвигающиеся ящики, которые употреблял для затемнения Константинов, в местах стыка, очевидно, пропускали свет.

Ускорение развития при укорочении дня, заметное в отношении начала бутонизации, делается еще более отчетливым при сравнении сроков начала цветения и особенно созревания. Так, например, у сорта Пима бутонизация при коротком дне наступила на 8 дней, цветение на 14 дней и созревание на 25 дней раньше, чем при длинном дне. Такая же картина ускорения развития наблюдается и у сорта № 8517.

Урожай (сухого вещества) хлопчатника при уменьшении длины дня уменьшается, также уменьшается и урожай хлопка сырца (табл. 2). Вполне соответствует урожайным данным и общий вид растений опыта (рис. 1 и 2).



Рис. 1. Gossypium hirsutum, сорт № 8517. Справа при нормальном дне, слева при 10-часовом дне



Рис. 2. Gossypium barbadense, сорт Пима. Справа при нормальном дне, слева при 10-часовом дне

Сбрасывание бутонов и коробочек при коротком 10-часовом дне выше, чем при нормальном (табл. 2). Большему сбрасыванию бутонов и коробочек при коротком дне соответствует и меньший уро-

жай. Это следует подчеркнуть, так как нередки заявления некоторых исследователей о том, что при большем сбрасывании наблюдается и больший урожай.

Таблица 2

Варианты	Воздушно сухой вес на 1 растение (в г) (среднее из 10)							Сбрасывание бутонов и коробочек в % от общего числа
	Сырец	Листья	Стебли	Створки	Корни	всего в г	всего в %	
Сорт № 8517:								
Нормальный день	150,7	83,0	63,4	53,6	25,1	375,8	100	73,0
10-часовой день	83,7	73,2	49,9	24,4	17,2	248,4	66,1	89,0
Сорт Пима:								
Нормальный день	155,6	67,0	104,6	74,4	34,2	435,8	100	33,5
10-часовой день	119,7	58,1	64,1	42,7	23,8	308,4	70,7	51,0

Меньшая продукция органического вещества при укороченном дне должна вести к уменьшению количества веществ, передвигающихся в развивающиеся бутоны и коробочки, в связи с чем нарастание в них сухого вещества должно происходить медленнее. На рис. 3 представлены данные по накоплению сухого вещества развивающимися бутонами и коробочками хлопчатника (сорт № 8517) при нормальном и коротком 10-часовом дне. Кривая I дает представление о накоплении сухого вещества в бутонах и коробочках у растений, растущих при нормальной продолжительности дня, на 12-й день после появления первого цветка, а кривая III — для растений при коротком дне также через 12 дней после появления первого цветка. При рассмотрении этих кривых выявляется, что даже в начале цветения, когда на кусте мало крупных потребителей органического вещества — коробочек, — накопление сухого вещества развивающимися бутонами и коробочками при укороченном дне резко отстает от соответствующего накопления при нормальном дне. Кривая II

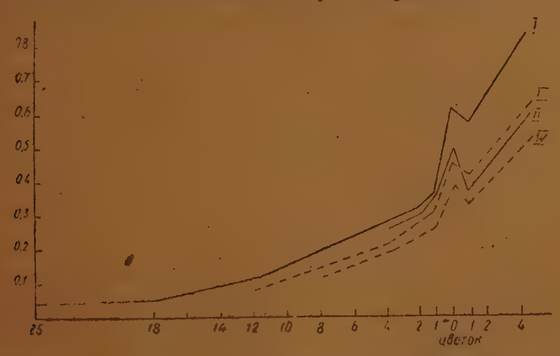


Рис. 3. Накопление сухого вещества развивающимися бутонами и коробочками. Хлопчатник, сорт № 8517. На абсциссе отложены дни до и после расцветания бутона, на ординате—сухое вещество (в г). Остальные объяснения в тексте

изображает накопление сухого вещества репродуктивными образованиями при нормальной длине дня, но в то время, когда на каждом растении уже имелось около 22 развивающихся коробочек. При сравнении этой кривой с кривой I нетрудно видеть, что тогда, когда

на растении уже имеется большое число развивающихся коробочек, снабжение органическими веществами вновь появляющихся бутонов, цветов и коробочек ухудшается.

Кривая IV в сравнении с кривой III иллюстрирует то же самое для укороченного дня. Сравнение кривых II и IV выявляет то же, что и сравнение кривых I и III, т. е. что при коротком дне, в связи с уменьшением синтетической деятельности растений, снабжение бутонов и коробочек органическими веществами хуже, чем при длинном. В дальнейшие сроки определить нарастание сухого вещества в развивающихся репродуктивных органах не удалось, так как все вновь появляющиеся бутоны опадали и сам рост растений приостановился. Это безусловно определилось потреблением всех образующихся в растении питательных веществ уже имевшимися репродуктивными образованиями. К концу августа и в начале сентября при созревании большинства коробочек цветение снова возобновилось, возобновился также и рост. Следовательно, можно заключить, что позже закладывающиеся коробочки снабжаются питательными веществами (углеводами) хуже, чем раньше образовавшиеся. Исследование Ewing показывает, что длительность периода созревания коробочек постепенно увеличивается, начиная от 49 дней для коробочек, образовавшихся из цветов, расцветших до 19 июля, и до 71 дня для коробочек из цветов, расцветших 25 августа. Kerr, производивший исследование ширины боллсовских (Bolls) колец роста стенки хлопкового волокна[1] установил, что раньше заложившиеся коробочки, период созревания которых равнялся 50 дням, имели ширину колец в 0,30—0,35 микрона, а позже заложившиеся, период созревания которых равнялся 75 дням, имели ширину колец, равную 0,12 микрона. Приведенные факты также говорят о том, что, когда на растении уже развивается некоторое количество коробочек, питание вновь закладывающихся уже не идет с такой полнотой, как ранее заложенных.

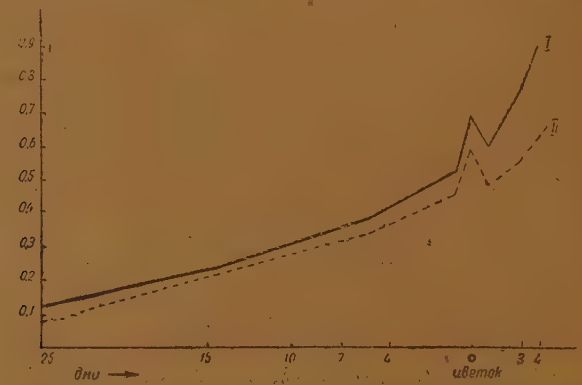


Рис. 4. Накопление сухого вещества развивающимися плодообразованиями. *I* — нормальный день, сборы 6 августа, *II* — 10-часовой день, сборы 14 июля. Египетский хлопчатник сорта Пима

Накопление сухого вещества в развивающихся бутонах и коробочках египетского хлопчатника сорта Пима, при выращивании растений при различной длине дня, имеет тот же характер, что и у американского хлопчатника сорта № 8517 (рис. 4).

[1] Волоски, покрывающие семя хлопчатника.

Следовательно, можно заключить, что уменьшение фотосинтетической деятельности, приводящее к ухудшению питания генеративных органов органическими веществами, побуждает их сбрасывание.

Помимо рассмотрения общего хода кривых накопления сухого вещества в развивающихся репродуктивных образованиях, следует еще остановиться на отдельных особенностях этих кривых. В день раскрытия бутона — его расцветания — кривые прироста сухого вещества во всех случаях резко повышаются. В день, следующий за расцветанием цветка, количество сухого вещества уменьшается, после чего кривая снова резко повышается. Накопление сухого вещества в молодой коробочке идет интенсивнее, чем накопление в бутоне. Mason, изучавший прирост сухого вещества в коробочке, также нашел уменьшение содержания сухого вещества после цветения и затем резкое его повышение. Это повышение связано с оплодотворением цветка. В коробочках из неоплодотворенных цветов, уменьшение сухого вещества, как показано Mason, продолжается вплоть до сбрасывания. Это уменьшение не определяется только расходом на дыхание, но, как предполагает Mason, обусловливается оттягиванием пластических веществ в другие органы, в связи с уменьшением у неоплодотворенной коробочки сосущей силы, что и исключает превалирование ее сосущей силы над сосущими возможностями листьев. В специальной работе мною (а) экспериментально была доказана возможность оттока из коробочки. Меньшее поглощение воды неоплодотворенной завязью по сравнению с оплодотворенной, отмеченной Mason и Maskell, надо объяснить именно уменьшением у неоплодотворенной завязи сосущей силы. Оплодотворение является стимулом быстрого роста клеток завязи. При быстром росте клеток их тургорное давление исчезает, и поэтому очень сильно возрастает сосущая сила, что и определяет бурный поток к ним воды и растворенных в ней веществ. Этим же, по моему мнению, определяется и предотвращение сбрасывания при обогащении сбрасываемого органа ауксином (Mai, La Rue). В этом случае ауксин, способствуя сильному росту клеток, увеличивает их сосущую силу, что определяет усиление потока к ним воды и растворенных в ней питательных веществ. Кертис, подробно разбирая существующие теории по передвижению растворенных в растении веществ, очень большую роль в передвижении питательных веществ, особенно к развивающимся плодам, приписывает движению, обусловливаемому осмотическим давлением. Мне кажется не случайным найденное Hawkins более высокое осмотическое давление в молодых коробочках у мало сбрасывающих плоды сортов хлопчатника по сравнению с обильно сбрасывающими. При высоком осмотическом давлении клетки при соответствующих условиях способны развить более высокую сосущую силу.

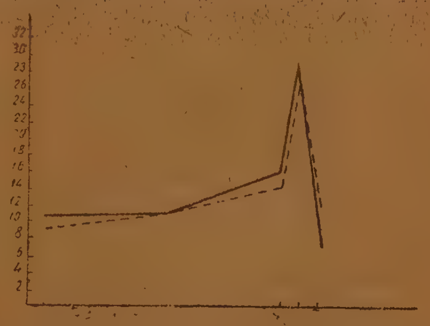


Рис. 5. Дыхание репродуктивных образований разного возраста. Пима—сплошная линия, № 8517—пунктирная. Расчет на 1 г сухого вещества

Помимо осмотического фактора передвижение веществ определяется и другими моментами. Mason и Phillis сообщают о связи передвижения веществ с дыханием. Кертис, разбирая роль живых

клеток в передвижении веществ, пишет: „Если считать, что эти процессы обусловлены движением протоплазмы, то в таком случае передвижение веществ зависит не только от живого состояния, но и от активной жизнедеятельности клеток".

Проведенные мною (совместно с С. С. Абаевой) опыты по определению интенсивности дыхания у генеративных органов разного возраста показали (рис. 5), что у разных по развитию репродуктивных образований дыхание разное. Оно постепенно повышается от маленьких бутонов до больших и резко возрастает, увеличиваясь в несколько раз за один день, от больших бутонов накануне цветения к раскрытому цветку. Резкий подъем кривых (рис. 3 и 4) накопления сухого вещества развивающимися репродуктивными органами в день цветения надо безусловно поставить в связь с возросшим дыханием в момент цветения и значением дыхания для передвижения веществ.

Интенсивное дыхание цветка определяет уменьшение пластических веществ в образовавшейся молодой однодневной коробочке (рис. 3 и 4) и веществ, определяющих механизм дыхания (Поволоцкая), как, например, витамин С [Новиков (b)]. В связи с этим, дыхание на другой день после цветения резко падает. Падает и приток ассимилятов в коробочку. Этот приток будет особенно мал в условиях пониженного синтеза органических веществ (недостаток CO_2, воды, короткий день и т. п.), что и поведет к сбрасыванию коробочек.

Кафедра физиологии растений
Ташкентского с.-х. института

Поступило
8. I. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Кертис Ф. Передвижение растворенных веществ в растениях, Сельхозгиз, 1937.
Константинов Н. Н. Фотопериодизм хлопчатника, Ташкент, 1934.
Лысенко Т. Д. и Презент И. И. Селекция и теория стадийного развития растений, Сельхозгиз, 1935.
Любименко В. Н. Зап. Никит. бот. сада, 4, 46, 1911.
Молиш Г. Физиология растений (русск. пер.), Сельхозгиз, 1933.
Мошков Б. С. Тр. прикл. ботан., ген. и сел., 23, 2, 479, 1929 1930; 6, 235, 1935.
Новиков В. А. (a) Журн. опытн. агрон. Ю.-В., IX, 2, 1931; (b) Тр. Ин-та физиол. растен. им. К. А. Тимирязева, II, 1, 1937.
Поволоцкая К. Л. Прил. 84 к Тр. прикл. ботан., ген. и сел., 1937.
Ракитин Ю. В. ДАН, 6, 6, 1938.
Соколов А. В., Ахромейко А. И. и Панфилов В. Н. Вегетационный метод, Сельхозгиз, 1938.
Тагеева С. В. Тр. прикл. ботан., ген. и сел., 27, 197, 1931.
Чайлахян М. Х. Гормональная теория развития, 1937.
Bolls W. L. Proc. Roy. Soc., 90, 542, 1919.
Ewing E. C. Miss. Agr. Exp. Str. Tech. Bull., 8, 1918.
Garner W. W. and Allard H. A. J. Agr. Res., 23, 871, 1923.
Gendrinks E. and Harvey R. B. Botan. Gaz., 77, 1924.
Hannig E. ZS. f. Bot., 5, 417, 1913.
Hawkins R. S., Clark S. P., Serviss G. H. and Hobart Ch. J. Agr. Res., 48, No. 2, 1934.
Kerr Th. Protoplasma, 27, H. 2, 229, 1937.
Knight R. L. Emp. J. of Exp. Agr., III, № 9, 31, 1933.
Kramer P. J. Plant. Physiol., 2, H. 1, 127, 1936.
La Rue C. D. Amer. Journ. Bot., 22, 90, 1935.
Mai G. Jahrb. f. Wiss. Bot., 79, H. 5, 631, 1934.
Mason T. G. Ann. Bot., 34, CXLIV, 1922.
Mason T. G. and Maskell E. J. Ann. Bot., 12, H. 165, 190, 1928.
Mason T. G. and Phillis E. Ann. Bot., 50, 1936.
Molisch H. Sitzungsber. d. Kais. Akad. Wiss., Wien, XCIII, 148, 1886.
Vöchting H. Bot. Ztrbl., 49, 113, 1891.
Wiesner J. Ber. d. d. Bot. Ges., 24, 32, 1906.

V. A. NOVIKOV. SHEDDING OF BUDS AND CAPSULES IN GOSSYPIUM AS DEPENDENT ON THE DAY-LENGTH

Summary

The author investigated the influence of day-length on the development and shedding of reproductive organs in the cotton plant. The tests were run in vessels. Two varieties were subjected to investigation: the Egyptian cotton plant Gossypium barbadende, variety „Pima", and the American cotton plant G. hirsutum, var. No. 8517.

The plants were tested for the influence of natural Tashkent day („long day"), and of artificially curtailed, 10-hour day („short day").

The expriments have shown that:

1. Under conditions of a curtailed, 10-hour day the cotton plant is more subject to the shedding of bud and capsule.

2. In the case of a short, 10-hour day, the total production of organic substance in the cotton plant is smaller, than under conditions of a long day.

3. The increment of dry matter in developing buds and capsules of the cotton plant proceeds less intensely in the case of a short day, than under long day conditions.

4. The first buds and capsules accumulate dry matter (grow) more intensely than those formed later, when the plant is already bearing a certain number of capsules.

5. It can therefore be concluded that shedding is due to an insufficient afflux to the reproductive organs of products of the photosynthetic activity.

The amount of organic matter that passes to the developing reproductive organs is in the first place determined by the rate of their formation, t. e. by the intensity of photosynthesis. Consequently, reduced photosynthesis (say, with diminishing day-length) must lead to a more intensive shedding, as shown by the author.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1944 Classe des sciences biologiques

Т. Т. ДЕМИДЕНКО и Н. М. РУХЛЯДЕВА

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ ПОДСОЛНЕЧНИКА

(*Представлено академиком А. А. Рихтером*)

Подсолнечник является одной из наиболее распространенных культур в СССР.

Правильная система минерального питания этой культуры должна строиться таким образом, чтобы в период максимального потребления растением питательных веществ они находились в почве в оптимальном количестве.

Изучение поступления питательных элементов в подсолнечник в полевых условиях проводилось рядом исследователей (Чижов, Фомин, Иванов, Людоговский, Коновалов, Пронин). Установлено, что максимальное количество питательных веществ растение поглощает в период полного цветения. Медленное развитие подсолнечника в период от посева до образования корзинки характеризуется слабым поглощением питательных веществ; после этого наступает энергичное развитие растения, связанное с усиленным восприятием питательных веществ; с наступлением созревания процесс этот ослабевает.

Многочисленные исследования выноса питательных веществ показывают (Фомин, Пронин, Витынь), что на 1 ц урожая зерна подсолнечник выносит из почвы 6 кг азота, 2,6 кг фосфорной кислоты и 18,6 кг калия.

Опыты Стрельниковой по физиологии минерального питания говорят о том, что к моменту образования корзинки растение уже богато фосфорной кислотой. Поступившая ранее фосфорная кислота, оставаясь в минеральной форме в качестве резерва, используется в последующие фазы развития. К такому же выводу одновременно со Стрельниковой пришел Демиденко, а позднее Мосолов.

Поглощение азота подсолнечником, по данным Демиденко, происходит до начала налива семян.

Исследования Кошпарова говорят о том, что наиболее важным в азотном питании является период от образования корзинки до цветения. При позднем внесении азота процент жира оказывается резко сниженным.

Что касается калия, то данные Демиденко указывают на особенно энергичное поступление его в растение во время усиленного фотосинтеза. Поглощение калия заканчивается к моменту созревания.

Исследованиями Мосолова установлена высокая эффективность калийного питания перед цветением, выражающаяся как в повышении урожая семян, так и в их богатстве жиром.

Для организации правильного минерального питания необходимо знание критических периодов в жизни растения. Важно знать, когда и в чем оно нуждается. Разумеется, все остальные факторы роста должны быть представлены в оптимальном сочетании.

В целях выяснения этого вопроса были проведены вегетационные опыты с водными и песчаными культурами подсолнечника.

Водные культуры подсолнечника

Разбив весь период вегетации на несколько отрезков времени, можно, сменяя растворы, содержащие минеральные вещества в определенных пропорциях, получить шкалу урожайности, по которой будет ясно видна потребность растения в питательных веществах в каждый период.

С указанной целью был проведен опыт с подсолнечником в водных культурах в сосудах емкостью на 10 л. Для опыта был взят заразиховыносливый подсолнечник Жданова № 8281, имеющий большое распространение на полях СССР. „Фоном" служила нитратно-аммиачная смесь с 5,0—6,5 pH, являющаяся, по нашим исследованиям, наиболее благоприятной для выращивания подсолнечника. В каждом варианте опыта растения снимались с азотистого, фосфатного или калийного питания на 10 дней, но в разные сроки. Весь период вегетации был разделен на следующие отрезки времени: 1) от всходов до появления корзинки (40 дней); 2) от образования корзинки до цветения (20 дней); 3) от цветения до молочной спелости (20 дней); 4) от молочной спелости до созревания (20 дней).

Первая фаза развития (от всходов до образования корзинки) имела четыре варианта, а последующие — по два.

Результаты опыта представлены в табл. 1.

При лишении подсолнечника азотного питания во время цветения наблюдается резкое снижение урожая как семян, так и вегетативной массы, благодаря тому, что к этому моменту растение еще не успело запастись азотом, несмотря на высокую концентрацию этого элемента в питательном растворе.

Лишение подсолнечника азотистого питания в период от всходов до образования корзинки менее значительно снизило урожай; это снижение было тем больше, чем ближе к моменту цветения передвигалось время азотного голодания, так как к этому моменту растение поглощает максимальное количество этого элемента, не успевая запастись им в достаточном количестве.

Лишение подсолнечника азотистого питания в период цветения до молочной спелости вело к незначительному снижению урожая по сравнению с контролем, причем лишение азота в более поздние сроки снижало его сильнее.

Что же касается отрезка времени от молочной спелости до полного созревания, то исключение азота из питательной смеси в это время не оказывало отрицательного влияния, так как к этому времени подсолнечник уже запасается достаточным количеством азота, передвигающимся из листьев в корзинку для формирования семян.

Таким образом, для подсолнечника критическим периодом в отношении питания азотом является отрезок времени между образованием корзинки и полным цветением; важным является время от всходов до образования корзинки, когда наличие азота в питательном растворе дает пластический материал для закладки и роста всех органов растения; менее важным в этом отношении является период от молочной спелости до конца вегетации.

Сроки поступления азота повлияли на содержание его в растениях (табл. 1): больше азота поглотили те экземпляры, которые в течение всего периода вегетации были полностью обеспечены питательным раствором, содержащим азот,

Таблица 1

Критические периоды у подсолнечника в отношении азота

Фазы развития растений во время лишения их отдельных элементов питания	Время лишения растения отдельных элементов питания	Урожай одного растения		Урожай семян в % от контроля	Вынесено фосфора и калия одним растением			Урожай одного растения		Урожай семян в % от контроля	Вынесено одним растением			Урожай одного растения		Урожай семян в % от контроля	Вынесено одним растением		
		вегетативная масса г	семена г		N г	P_2O_5 г	K_2O г	вегетативная масса г	семена г		N г	P_2O_5 г	K_2O г	вегетативная масса г	семена г		N г	P_2O_5 г	K_2O г
Контрольные	растения	144,5	50,3	100,0	2,843	0,943	6,784	144,5	50,3	100,0	2,843	0,943	6,784	144,5	50,3	100,0	2,843	0,943	6,784
		Лишение азота						Лишение фосфора						Лишение калия					
От появления всходов до образования корзинки	с 1 по 10 мая	137,6	46,4	92,24	2,678	0,856	6,635	106,4	35,7	70,97	2,412	0,796	6,537	147,2	49,5	98,40	2,796	0,972	6,634
Тоже	с 10 по 20 мая	135,4	44,3	88,07	2,578	0,835	6,624	123,5	40,2	79,92	2,537	0,805	6,614	145,8	47,6	94,62	2,754	0,936	6,612
Тоже	с 20 по 30 мая	130,7	40,4	80,31	2,476	0,808	6,596	136,5	44,3	88,07	2,596	0,824	6,697	142,5	43,4	86,28	2,637	0,893	6,579
Тоже	с 30 мая по 9 июня	125,6	35,6	70,77	2,396	0,799	6,578	140,3	46,7	92,84	2,684	0,835	6,725	140,4	40,5	80,51	2,612	0,794	6,413
От образования корзинки до цветения	с 9 по 19 июня	120,4	33,4	66,40	2,397	0,789	6,449	146,4	49,6	98,61	2,695	0,856	6,834	130,0	36,5	72,56	2,536	0,723	5,844
Тоже	с 19 по 29 июня	118,6	31,4	62,42	2,278	0,697	6,418	147,5	49,4	98,21	2,712	0,872	6,841	135,6	42,6	84,69	2,572	0,734	6,525
От цветения до молочной спелости	с 29 июня по 8 июля	128,6	45,7	90,85	2,689	0,836	6,948	147,4	50,4	100,20	2,729	0,895	6,845	146,5	44,2	86,52	2,732	0,962	6,685
Тоже	с 8 по 18 июля	132,6	48,2	95,92	2,723	0,989	6,936	149,5	50,2	99,80	2,736	0,936	6,836	148,4	47,8	95,10	2,748	0,969	6,784
От молочной до полной спелости	с 18 по 28 июля	140,42	50,41	100,21	2,735	0,978	6,885	149,6	50,4	100,20	2,746	0,943	6,775	150,4	48,7	96,81	2,836	0,974	6,746
Тоже	с 28 июля по 7 августа	140,54	50,32	100,03	2,795	0,963	6,835	150,6	50,6	100,59	2,786	0,953	6,879	149,5	50,4	100,20	2,885	0,985	6,796

Растения, получавшие полностью азот в питательном растворе до молочной спелости, хотя и поглотили меньшее количество азота, чем контрольные, дали урожай, близкий по величине к тому, который был получен у контрольных растений, что можно отнести за счет продуктивного использования азота.

Значительно меньше азота было поглощено в том случае, когда подсолнечник лишался азотистого питания в период от образования корзинки до цветения. Несмотря на весьма продуктивное использование азота, растение не могло обеспечить свою потребность в азоте до конца вегетации и дать нормальный урожай.

Следовательно, при распределении азота по указанным периодам роста подсолнечника, поглощение его растением происходит таким образом: максимальное количество азота поглощали контрольные растения, находившиеся на азотистом питании в течение всего вегетационного периода; поглощение азота в вариантах, снимавшихся на 10 дней с азотистого питания, снижалось по мере приближения этого срока к моменту цветения. Между тем передвигание срока азотистого голодания от цветения до полной зрелости дает обратную картину, а именно вынос азота увеличивается тем больше, чем позднее растение лишалось азотистого питания.

Что касается абсолютного веса семян подсолнечника, то чем дольше растение получало азотистое питание, тем выше был вес семян. Содержание жира в семенах оказывается выше у тех растений, которые получали азот до молочной спелости. Если же растения находились на полном минеральном питании в течение всей вегетации, то процент масла в семенах был меньше, так как в этом случае белок накоплялся в большем количестве за счет жиров.

Поглощение фосфора и калия находится в коррелятивной зависимости с поступлением азота, а именно минеральное количество этих элементов наблюдается у вариантов, лишаемых азота в период от образования корзинки до цветения; чем позднее растение лишалось азотистого питания, тем больше получало оно фосфора и калия, так как поглощение их после цветения увеличивается.

Этот факт объясняется тем, что при меньшем поглощении азота происходит задержка роста растения из-за недостатка пластического материала, что отражается на поступлении остальных питательных элементов.

Выяснив сроки поступления азота в подсолнечник по фазам развития, весьма важно было найти критические периоды потребности его в фосфоре. Для этого растения лишались фосфорной кислоты в те же отрезки времени, что и в опытах с азотом (табл. 1).

У растений, лишенных фосфора в первый период их развития, урожай семян оказался значительно сниженным и тем больше, чем раньше растения лишались (на 10 дней) фосфорного питания.

По мере передвигания фосфорного голодания к последующим фазам развития, разница между опытными и контрольными растениями сглаживалась, причем с момента цветения оно уже отрицательно не влияло.

Это объясняется тем, что к моменту образования корзинки подсолнечник полностью запасается фосфором, усиленно поглощая его в первые фазы своего развития. Надо отметить, что на единицу сухого вещества растение потребляет его значительно меньше, чем азота и калия. Поглощение фосфора, азота и калия увеличивалось тем больше, чем позднее наступало 10-дневное фосфорное голодание, причем по количеству вынесенного фосфора и калия варианты, лишаемые фосфора с момента молочной спелости, были близки к контрольным растениям.

Из полученных данных видно, что критическим периодом в поглощении подсолнечником фосфорной кислоты является время от появления всходов до цветения; фосфор, поглощаемый растением в молодом возрасте, используется более продуктивно; в то время как азот усиленно поглощается подсолнечником в средние фазы его развития от образования корзинки до цветения, поглощение и использование фосфора падает на первые фазы развития — от появления всходов до образования корзинки.

Проведенные опыты показали, что подсолнечник особенно нуждается в калии в период от начала образования корзинки до окончания молочной спелости (табл. 1). Поэтому у растений, лишенных калия в первую фазу развития, наблюдалось падение урожая по мере приближения срока калийного голодания к моменту образования корзинки.

Недостаток калийного питания особенно резко сказывался в период от начала образования корзинки до молочной спелости, когда растение испытывает максимальную потребность в этом элементе для транспорта углеводов из листьев в корзинку. Лишение калийного питания за 10 дней до полного созревания не отражается на величине урожая.

Вынос растением фосфора, калия и азота находится в зависимости от величины урожая, достигая минимума в вариантах, лишаемых калия в период от образования корзинки до молочной спелости.

Таким образом, критическим периодом для поглощения азота у подсолнечника является время от образования корзинки до окончания цветения; особенно сильное поглощение фосфора наблюдается в период от появления всходов до образования корзинки; калий, потребность в котором у подсолнечника очень значительна, особенно необходим в период от образования корзинки до восковой спелости; будучи полностью обеспечено питанием, растение интенсивно поглощает фосфор в первый период своего развития, перекрывая потребность в этом элементе и запасаясь им к моменту полного формирования корзинки; чем дольше растения получают полную питательную смесь, тем больше они запасаются питательными элементами к моменту созревания; подсолнечник особенно интенсивно запасается фосфором и слабее калием и азотом; подсолнечник особенно усиленно поглощает питательные элементы после предварительного голодания.

Песчаные культуры подсолнечника

В целях дальнейшего изучения вопроса поступления питательных веществ в подсолнечник был проведен опыт с песчаными культурами. Работа велась с сортом № 8182 селекции Жданова по двум схемам: с увеличенными и уменьшенными дозами питательных веществ.

Увеличенные дозы питательных веществ

В сосуды, вмещающие по 12 кг песка, вносилась или нормальная смесь Кнопа, или та же смесь с удвоенной или утроенной дозой одного из главнейших питательных элементов — азота, фосфора или калия. В дальнейшем, в разные периоды развития растения, из части сосудов вымывался весь питательный раствор (для чего временно открывалось отверстие в дне сосуда) с последующим внесением смеси Кнопа, но уже без изучаемого элемента. Таким образом, часть растений получала одинарную, двойную или тройную дозу фосфора,

калия или азота до момента образования корзинки, часть — до начала цветения, а часть — после всего периода вегетации.

Задачей этих опытов являлось: 1) выяснение вопроса о том, в какой период времени растения испытывают максимальную потребность в том или ином питательном элементе; 2) обладает ли подсолнечник способностью откладывать запасы питательных веществ, находящиеся в избытке в первые периоды его жизни, для продуктивного использования их в дальнейшем; 3) как реагирует растение на высокие концентрации питательных веществ в различные фазы развития.

Из табл. 2 мы видим, что при лишении подсолнечника азотистого питания с момента образования корзинки или с начала цветения урожай зерна был ниже, чем у растений, получавших азот до конца вегетации. Однако вес вегетативной массы при этом оказывается одинаковым.

Таблица 2

Продолжительность питания азотом	Вес семян. Количество внесенного азота: одинарной дозы	двойной дозы	тройной дозы	Вес вегетативной массы. Количество внесенного азота: одинарной дозы	двойной дозы	тройной дозы
До образования корзинки	10,17	14,71	21,93	34,30	34,67	44,60
До начала цветения	13,94	16,48	6,06	33,37	37,00	34,25
Весь период вегетации	14,74	28,12	5,10	34,23	69,80	30,28

При двойной дозе азота вес семян оказался тем больше, чем дольше находились растения на азотистом питании.

Растения, лишенные азота в ранние фазы развития, не обнаружили снижения урожая по сравнению с контролем, что объясняется, повидимому, откладыванием азота в запас при наличии его в избытке. Вес вегетативной массы закономерно повышался по мере более продолжительного питания азотом.

При внесении тройной дозы азота растения, находившиеся на азотистом питании лишь до момента образования корзинки, сумели запастись достаточным количеством этого элемента и урожай семян оказался повышенным. Что же касается более продолжительного времени питания избытком азота как до цветения, так и до созревания подсолнечника, то оно оказало на урожай семян отрицательное влияние своей высокой концентрацией.

Лишение растений фосфорного питания во время образования корзинки в вариантах, получавших нормальную смесь Кнопа, благоприятно сказалось как на генеративной, так и на вегетативной частях растений (табл. 3). В данном случае, очевидно, имеет место влияние аниона PO_4, который является антагонистом аниона NO_3.

При первоначальном внесении как двойной, так и тройной дозы фосфорной кислоты наблюдается аналогичная картина: закономерное падение веса семян и вегетативной массы по мере более длительного нахождения растения на фосфорном питании. При этом максимальный урожай был получен при питании подсолнечника двойной дозой фосфора только до образования корзинки. Как видно, к этому моменту растение успевает запастись достаточным количеством фосфора.

Утроенная доза фосфора оказывает отрицательное влияние даже при даче ее только до фазы образования корзинки.

Таблица 3

Продолжительность питания фосфором	Вес семян			Вес вегетативной массы		
	Количество внесенного фосфора			Количество внесенного фосфора		
	одинарной дозы	двойной дозы	тройной дозы	одинарной дозы	двойной дозы	тройной дозы
До образования корзинки	17,47	21,95	15,87	49,70	59,80	56,63
До начала цветения	18,09	16,32	15,08	40,00	40,30	55,20
Весь период вегетации	14,74	14,07	13,71	34,23	40,45	46,00

Потребность подсолнечника в фосфоре в ранний период его жизни подтверждается данными полевых опытов (табл. 4). При дополнительном внесении фосфора в виде суперфосфата ждановский подсолнечник № 8281 дал, по данным Близнецовской агрохимической лаборатории, следующий урожай.

Таблица 4

Внесено перед посевом	Срок дополнительной дачи фосфора	Урожай	
		ц/га	%
Контроль — без удобрения	—	7,8	100,0
N 45 + K 45 + P 60	—	10,3	130,7
N 45 + K 45 + дополнит. P 60.	18 мая	9,3	119,2
N 45 + K 45 + дополнит. P 60.	7 июня	9,1	116,1

Наиболее эффективно внесение суперфосфата в качестве основного удобрения.

В опыте, проведенном той же агрохимической лабораторией, одно и то же суммарное количество азота и фосфора вносилось в разное время. Из вариантов, где половина удобрений была внесена перед посевом, а вторая половина была дана дополнительно, более раннее внесение дополнительных удобрений дало лучшие результаты (табл. 5).

Таблица 5

Внесено перед посевом	Внесено дополнительно	Срок дополнительного внесения	Урожай семян	
			ц/га	%
Контроль — без удобрений	—	—	12,26	100
P 30 + N 23	P 30 + N 23	После прорывки	13,61	110,1
P 30 + N 23	P 30 + N 23	В начале образования корзинки	12,87	104,8
P 30 + N 23	Первое внесение: P 15 + N 11,5 Второе внесение: P 15 + N 11,5	После прорывки	13,90	113,3

Высокий урожай при дробном внесении удобрений, когда половина всех удобрений вносится перед посевом, а вторая половина в два приема позднее, объясняется тем, что трех четвертей питательных веществ, данных растению в первый период его развития, вполне хватает до фазы образования корзинки.

Питание растений калием до начала образования корзинки при первоначальном внесении в сосуд нормальной смеси Кнопа резко снижает урожай, так как в этом случае растение не успевает за короткий отрезок времени полностью удовлетворить свои потребности в этом элементе (табл. 6).

Более продолжительное получение подсолнечником калия как до начала, так и до конца цветения оказывает более благоприятное влияние, хотя и в данном случае урожай уступает контролю, при котором вес семян был тем больше, чем дольше оставался калий в питательной смеси. Эти данные подтверждают выводы Бариновой и Демиденко о потребности подсолнечника в этом элементе в течение всего периода вегетации.

Таблица 6

Продолжительность питания калием	Вес семян			Вес вегетативной массы		
	Количество внесенного калия			Количество внесенного калия		
	одинарной дозы	двойной дозы	тройной дозы	одинарной дозы	двойной дозы	тройной дозы
Контроль — до конца вегетации	14,74	—	—	34,23	—	—
До образования корзинки	5,47	15,63	15,60	13,04	41,42	34,81
До начала цветения	8,30	16,21	15,93	38,34	31,27	39,02
До конца цветения	12,10	18,07	15,47	27,45	33,40	40,46

Во всех вариантах с внесением двойной и тройной дозы калия наблюдается увеличение урожая по сравнению с контролем. В сосудах с двойной дозой калия вес семян повышается по мере более продолжительного получения растением калия в то время, как у растений, получавших тройную дозу этого элемента до конца цветения, замечается уменьшение урожая. Это явление, как и общее понижение эффективности во всех вариантах с тройной дозой калия, можно объяснить чрезмерным пресыщением этим элементом. Большая эффективность более продолжительного получения растением калия при первоначальном внесении двойной дозы калия и обратное явление при тройной дозе говорят о том, что растение способно откладывать запасы этого элемента при его избытке в питательной среде.

Результаты полевых опытов, проведенных Близнецовской агрохимической лабораторией, подтверждают вывод, сделанный на основании вегетационных данных (табл. 7).

Сравнивая между собой попарно варианты, отличающиеся друг от друга разными сроками внесения калия, во всех случаях наблюдаем продолжительное влияние более позднего внесения этого элемента.

Таким образом, результаты опыта с увеличенными дозами питательных веществ сводятся к следующему.

Снижение урожая в вариантах, лишенных азота в более поздний период, при первоначальном питании подсолнечника одинарной или двойной дозой этого элемента говорит о том, что в этом случае растение не успевало к началу цветения запастись достаточным количеством его, продолжая поглощение в более поздние фазы развития; при наличии избытка азота в питательной среде подсолнечник обладает высокой способностью запасаться им и не страдать от недостатка его в дальнейшем после вымывания; длительное пребывание подсолнечника на усиленном азотном питании отрицательно влияет на урожай, благодаря пресыщению азотом и антагонизму, в силу которого было ослаблено поступление других питательных элементов; повышение урожая как семян, так и вегетативной массы по мере укорочения срока фосфорного питания в вегетационных опытах, точно так же как и данные разных сроков дополнительного внесения удобрений в полевых условиях, говорят о том, что подсолнечник запасается фосфором в молодом возрасте; снижение урожая в вариантах, оставленных на фосфорном питании после образования корзинки, может быть объяснено антагонизмом анионов PO_4 и NO_3; увеличение урожая семян по мере более длительного пребывания подсолнечника на калийном питании подтверждает выводы других исследователей о потребности в калии в течение всего периода вегетации. Данные полевых опытов говорят о благоприятном влиянии более позднего дополнительного внесения питательных веществ.

Таблица 7

Внесено при посеве	Внесено во время: первого дополнительного [illegible]	Внесено во время: второго дополнительного внесения	Урожай семян: ц/га	Урожай семян: %
Контроль — без удобрения	—	—	10,50	100
P 60	K 45 + N 45	—	12,87	122,6
P 60	—	K 45 + N 45	13,42	127,8
N 45	K 45 + P 60	—	12,64	120,4
N 45	—	K 45 + P 60	13,51	128,7
—	P 60 + K 45	—	12,89	122,8
—	—	P 60 + K 45 + N 45	13,09	124,7

Уменьшенные дозы питательных веществ

После того, как была установлена способность подсолнечника откладывать запасы питательных элементов при условии их избытка, было приступлено к новой серии опытов с песчаными культурами. В опыте применялась смесь Кнопа. Отдельные варианты первоначально получали половину, четверть или восьмую часть полной дозы азота, фосфора или калия (в каждом сосуде изменялась дозировка лишь одного из питательных элементов). В дальнейшем в сосуды вносилось недостающее до полной дозы количество изучаемого элемента в различные фазы развития растения: первое дополнительное внесение было проведено во время образования корзинки, второе — в момент полного цветения.

Результаты опытов с дополнительным внесением азота представлены на табл. 8.

Приведенные в табл. 8 данные показывают, что урожай оказывается тем меньшим, чем более поздно внесено недостающее до полной дозы количество азота.

Таблица 8

Внесено перед посевом	Время дополнительного внесения азота	Количество дополнительно внесенного азота (в дозах)	Вес семян		Вес вегетативной массы	
			г	%	г	%
Смесь Кнопа	Контроль	—	10,67	100	27,90	100
Смесь Кнопа с $1/2$ дозы N	Во время образования корзинки	1/2	13,65	128	35,85	128,5
Тоже	Во время цветения	1/2	5,77	54,2	22,53	80,6
Смесь Кнопа с $1/4$ дозы N	Во время образования корзинки	3/4	11,67	109,3	32,08	115
Тоже	Во время цветения	3/4	2,39	22,4	18,80	67,4
Смесь Кнопа с $1/8$ дозы N	Во время образования корзинки	7/8	5,40	50,7	21,72	77,8
Тоже	Во время цветения	7/8	1,12	10,5	16,90	60,6

Повышенный урожай как семян, так и вегетативной массы у вариантов с первоначальным внесением $1/2$ и $1/4$ дозы азота и с последующим внесением недостающей части дозы азота во время образования корзинки говорит о неблагоприятном влиянии нормальной дозы этого элемента на первоначальной стадии развития растения.

Сильное снижение урожая при первоначальном внесении лишь $1/8$ дозы азота объясняется недостаточным количеством азота до фазы образования корзинки; при внесении такой же дозы азота лишь во время цветения урожай семян оказывается крайне малым.

При первоначальном внесении половинной дозы фосфора отмечается увеличение урожая как в случае дополнительного внесения фосфора во время образования корзинки, так и во время цветения, что можно объяснить отсутствием неблагоприятного влияния высоких концентраций солей на молодое растение (табл. 9). Однако надо отметить большую эффективность более раннего внесения второй половины дозы фосфора в момент образования корзинки.

Таблица 9

Внесено перед посевом	Время дополнительного внесения фосфора	Количество дополнительно внесенного фосфора (в дозах)	Вес семян		Вес вегетативной массы	
			г	%	г	%
Смесь Кнопа	Контроль	—	10,67	100	27,90	100
Смесь Кнопа с $1/2$ дозы P	Во время образования корзинки	1/2	16,51	155,0	48,60	174,0
Тоже	Во время цветения	1/2	12,55	117,6	42,70	153,0
Смесь Кнопа с $1/4$ дозы P	Во время образования корзинки	3/4	9,70	91,0	23,30	83,5
Тоже	Во время цветения	3/4	8,65	31,2	23,55	84,2
Смесь Кнопа с $1/8$ дозы P	Во время образования корзинки	7/8	2,28	21,8	14,65	52,5
Тоже	Во время цветения	7/8	1,52	9,7	11,55	41,4

Внесение $1/4$ дозы фосфора при набивке сосудов, а $3/4$—во время образования корзинки даёт некоторое снижение урожая, которое

оказывается еще большим при более позднем сроке внесения. В данном случае $^1/_4$ дозы фосфора не может удовлетворить высокую потребность растения в этом элементе в первый период его развития.

Первоначальное получение подсолнечником лишь $^1/_8$ дозы фосфора, резко снижая урожай семян, чрезвычайно неблагоприятно отражается и на вегетативной массе, так как подсолнечник обычно запасается фосфором в ранние периоды развития. Внесение остальных $^7/_8$ дозы в дальнейшем не является эффективным. Чем позднее вносится фосфор, тем слабее он используется для целей питания растений.

Дробное внесение калия оказывает положительное влияние на величину урожая подсолнечника (табл. 10), так как этот элемент поглощается растением в более поздние сроки. Поэтому умеренное внесение невысоких доз калия в ранний период развития эффективно. Опыты показывают, что урожай бывает большим в случае более позднего дополнительного внесения калия.

Таблица 10

Внесено перед посевом	Время дополнительного внесения калия	Количество дополнительно внесенного калия (в дозах)	Вес семян		Вес вегетативной массы	
			г	%	г	%
Смесь Кнопа . . .	Контроль	—	10,67	100	27,90	100
Смесь Кнопа с $^1/_2$ дозы K	Во время образования корзинки	1/2	12,33	110,7	28,40	101,7
Тоже	Во время цветения	1/2	13,10	117,4	24,20	86,8
Смесь Кнопа с $^1/_4$ дозы K	Во время образования корзинки	3/4	19,31	181,4	43,43	155,2
Тоже	Во время цветения	3/4	23,22	218,0	53,80	193,0
Смесь Кнопа с $^1/_8$ дозы K	Во время образования корзинки	7/8	14,35	134,0	44,48	159,0
Тоже	Во время цветения	7/8	16,97	159,0	39,93	143,0

Наиболее высокий урожай был получен в случае внесения перед посевом $^1/_4$ дозы калия и $^3/_4$ его во время цветения, вследствие получения растением основного количества этого элемента в период максимального потребления.

Меньший урожай при внесении перед посевом $^1/_8$ дозы калия с дополнительным внесением $^7/_8$ дозы в дальнейшем объясняется слишком поздним получением растением основной дозы калия.

Таким образом, опыты с дробным внесением питательных веществ показали, что уже к моменту цветения подсолнечник должен получить полную норму азотного питания; что некоторое уменьшение количества азота в начале развития растения с последующим довнесением его до полной дозы ко времени образования корзинки играет положительную роль; что подсолнечник нуждается в фосфоре в первый период своего развития и что умеренное внесение калия в раннем периоде растения оказывает положительное влияние, причем урожай оказывается тем большим, чем позднее довносится калий до полной дозы.

Выводы

1. Критическим периодом поглощения фосфора подсолнечником является промежуток времени от всходов до цветения, причем

особенно усиленное поступление его наблюдалось от всходов до образования корзинки.

Критический период потребности в азоте занимает отрезок времени от начала образования корзинки до конца цветения.

Калий, потребность в котором у подсолнечника очень значительна, особенно необходим в период от образования корзинки до высокой спелости.

2. В раннем возрасте подсолнечник обладает способностью запасаться питательными элементами, находящимися в избытке, не испытывая недостатка в них в дальнейшем в случае вымывания их из питательной среды. Это свойство довольно резко выражено в отношении фосфора и калия и слабее в отношении азота.

3. Первоначальное внесение уменьшенных доз азота, фосфора и калия, с последующим внесением их до полной нормы, оказывает положительное влияние на урожай, так как в этом случае избегается отрицательное влияние высоких концентраций солей на молодое растение.

При этом лучшим сроком дополнительного внесения фосфора является ранняя стадия развития подсолнечника, так как к моменту образования корзинки растение уже поглощает половину всего потребного ему количества этого элемента.

Дополнительное внесение азота к моменту образования корзинки также оказалось наиболее благоприятным.

Что касается калия, то урожай подсолнечника повышался по мере более позднего его довнесения.

4. Чем более продолжителен срок лишения растений какого-либо из изучаемых элементов, тем экономнее они их расходуют на единицу сухого вещества.

5. Подсолнечник особенно усиленно поглощает питательные элементы после предварительного голодания, причем наибольшее количество фосфорной кислоты поступает в растения, лишенные азотного питания. В отношении калия наблюдалась обратная картина: при вымывании азота уменьшалось и количество поглощенного калия.

6. Пребывание подсолнечника на фосфорном питании после образования корзинки отрицательно влияет на урожай, повидимому, в силу антагонизма анионов PO_4 и NO_3, между тем как более продолжительное питание калием играет положительную роль.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт масличных культур
г. Краснодар

Поступило
10. X. 1940

ЛИТЕРАТУРА

Витынь Я. Я. Химич. исследов. по культуре подсолнечника, Краснодар 1918.
Демиденко Т. Т. ДАН, 6, 1938.
Иванов М. Журн. опытн. агроном. Юго-Востока, 1930.
Коновалов М. Изв. Киев. политехн. и-та, 1909.
Кошпаров И. В. ДАН, 9, 1938.
Людоговский А. Подсолнечник, СПб., 1869.
Мосолов И. В. Хим. соц. землед., 12, 1938.
Пронин М. Е. Подкормка сельскохозяйственных растений, Воронеж, 1937.
Стрельникова М. М. Хим. соц. землед., 5, 1937.
Фомин А. Е. Тр. И-та зерн. хоз., 3, 1933.
Чижов Б. А. Журн. опытн. агроном. Юго-Востока, 3, 1, 1926.

T. T. DEMIDENKO AND N. M. RUCHLADEVA. SOME PROBLEMS OF MINERAL NUTRITION OF THE SUNFLOWER

Summary

In order to organize a correct mineral nutrition of plants a knowledge of the critical period of their development is prerequisite.

To this effect vegetative experiments with water and sand cultures of sunflower have been carried out, as a result of which the authors have arrived at the following conclusions:

1. The critical period of the absorption of phosphorus by the sunflower is the time interval between the germination and the flowering, the largest rate of its penetration being observed in the range from germination till the formation of basket.

The critical period of the absorption of nitrogen occupies the time interval from the beginning of the formation of basket till the end of the flowering.

In the case of sunflower potassium is required in large amounts, especially in the period between the formation of basket till its wax ripeness.

2. In its early age the sunflower possesses a capacity to store nutritive elements present in excess, without suffering from their deficiency in case they are washed out from the nutritive medium. This property is sharply expressed with respect to phosphorus and potassium and to a slighter degree with respect to nitrogen.

3. A preliminary introduction of decreased amounts of nitrogen, phosphorus and potassium with their subsequent introduction till the total norm exerts a positive influence on the harvest, the negative influence being thus avoided.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1944 Classe des sciences biologiques

Р. Л. БЕРГ

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИИ DROSOPHILA MELANOGASTER ДЕЛИЖАНА (АРМЯНСКАЯ ССР)

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном)

Популяция Drosophila melanogaster Делижана была впервые исследована Дубининым и его сотрудниками в 1931 г.

Несколько тысяч мух было собрано и доставлено в Москву. В пути большинство мух погибло. Уцелевшие экземпляры послужили для выявления путем инбридинга мутаций, заключенных в их генотипе. Было изучено потомство 23 родительских пар, или 184 хромосомы (23×8[1] $= 184$). Не было обнаружено ни одной мутации. Во втором поколении родственного скрещивания могли выявиться лишь видимые аутосомальные мутации, заключенные в гетерозиготном состоянии в популяции. Летальные мутации не изучались и их концентрация оставалась неизвестной. Несмотря на это, Дубинин считает популяцию Делижана примером популяции, совершенно свободной от мутаций (см. также Dobzhansky).

С точки зрения Дубинина концентрация гетерозиготных наследственных изменений в популяциях зависит в первую очередь от случайных колебаний в соотношении нормальных и мутантных аллелей. Эти случайные колебания происходят под прикрытием нормального фенотипа без участия отбора (Дубинин; Дубинин и Ромашов). Существование популяции, совершенно свободной от мутаций, Дубинин рассматривает как доказательство в пользу этой точки зрения. Однако Дубинин совсем не учел возможного влияния отбора: 23 пары мух, уцелевших при таких неблагоприятных условиях, когда тысячи их собратий погибли, не могут считаться случайной выборкой из популяции. Исследование проведено на очень маленьком материале, изучены только видимые мутации. Экспериментальный материал, таким образом, не может служить основанием для тех выводов, которые делает Дубинин.

Я думаю, что популяций, совершенно свободных от мутаций, в природе не существует. Концентрации мутаций в популяциях зависят прежде всего от частоты возникновения мутаций и от интенсивности отбора. Интенсивность отбора вновь возникающих мутаций, зависит от степени проявления их в гетерозиготном состоянии.

В 1937 и 1938 гг. я показала, что как частота возникновения мутаций, так и степень доминирования признаков нормального фено-

[1] Хромосомный набор D. melanogaster состоит из одной пары половых хромосом (I) и трех пар аутосом (II, III, IV). Гетерозиготные, сцепленные с полом мутации, могут быть выявлены уже в первом поколении. Аутосомальные мутации выщепляются во втором поколении в потомстве родственного скрещивания. Четвертая хромосома настолько мала, что ее можно не принимать в расчет. В потомстве каждой пары родителей исследовано восемь больших аутосом: четыре аутосомы отца и четыре — матери.

типа вариируют в различных популяциях и линиях Drosophila melanogaster даже при перенесении их в одинаковые условия, причем между доминантностью и мутабильностью существует закономерная зависимость [Берг (а)]. В естественных популяциях дрозофил Умани (Украина) и Никитского сада (Крым) мутабильность высока, а доминантность признаков нормального фенотипа низка, в то время как в лабораторной линии „Флорида" существуют обратные соотношения. Между тем концентрации летальных мутаций в популяциях Умани, Никитского сада и в лабораторной линии „Флорида" весьма сходны: в Умани и Никитском саду высокая концентрация летальных мутаций образуется за счет высокой мутабильности, вопреки большой интенсивности отбора гетерозиготных мутаций, лишь слабо защищенных нормальными аллеломорфами с их низкой степенью доминантности. Во „Флориде" высокая концентрация леталей образуется, наоборот, как раз благодаря слабой интенсивности отбора гетерозиготных мутаций, вопреки маленькой частоте возникновения мутаций и большей вероятности перехода мутаций в гомозиготное состояние. Высокие концентрации мутаций в разных популяциях образуются разными путями, но они всегда налицо.

С моей точки зрения отличия лабораторной линии от естественных популяций — результат длительной изоляции в лабораторных условиях. Изоляция, исключая возможность межгрупповой борьбы, привела к утере пластичности изолированной группы особей, — это и выразилось в понижении мутабильности и в повышении стойкости формообразования признаков нормального фенотипа, в частности, в повышении доминантности нормы [Берг (c, d, e, f); Берг и др.].

С этой точки зрения мы вправе ожидать, что изоляция в природе приводит в точности к тем же результатам, что и изоляция в лаборатории, а высокие концентрации вредных мутаций в генотипе изолированных популяций образуются в силу большой защищенности гетерозиготных мутаций от элиминирующего действия отбора высокой доминантностью признаков нормального фенотипа. Популяция Делижана как раз и представляет собой маленькую изолированную в горной долине популяцию.

Я занялась ее изучением в октябре 1939 г. Мухи собраны на маленькой винодельне, расположенной в саду. Здесь под навесом стояли бочки с гниющими яблоками и грушами. Сад вместе с винодельней представлял собой изолированный очаг размножения мух.

Для того чтобы учесть количество аберрантных форм в фенотипе популяции, собранные мухи просматривались под бинокуляром и были учтены все уклонения от нормы. Эта работа проделана в Делижане. Несколько сот мух были посажены в пробирки на корм, изготовленный из агара и изюма, и доставлены в Москву. В пути погибли лишь единичные экземпляры мух.

В Москве изучен характер наследования аберраций, найденных в фенотипе популяции. Аберрантные самцы были скрещены с нормальными девственными самками из линии „Делижан", а аберрантные самки — с нормальными самцами, пойманными в Делижане. В потомстве этих скрещиваний мухи снова просматривались под бинокуляром и были учтены все уклонения от нормы. В потомстве каждой пары производилось от двух до шести скрещиваний братьев и сестер. Во втором поколении снова учтены уклонения от нормы.

Этот опыт позволил установить характер наследования и степень доминантности аберраций, найденных в фенотипе популяции, и приблизительно учесть концентрацию видимых мутаций, заключенных в гетерозиготном состоянии в генотипе популяции.

Для того чтобы выявить летальные мутации, заключенные в гетерозиготном состоянии в генотипе делижанских дрозофил, дикие самцы, привезенные из Делижана, были скрещены индивидуально с самками $\frac{Cysp}{apl}$ и опыт был проведен обычным путем. В F_3, кроме летальных мутаций, были учтены также семилетальные мутации, видимые мутации и мутации стерильности.

Нормальные мухи из тех культур, в которых не обнаружено никаких мутаций, изогенные по второй хромосоме делижанской популяции, послужили для определения частоты возникновения летальных мутаций во второй хромосоме. Частота возникновения мутаций учитывалась в потомстве каждого самца отдельно. Это позволило учесть мутации, возникшие при выведении изогенных линий. Таким образом учтена частота возникновения мутаций в одном поколении.

Частота возникновения мутаций в половой хромосоме учитывалась с помощью линии $\frac{ClB}{sc\,v\,f\,car}$. Самцы для этого опыта взяты из линии „Делижан" после того, как она просуществовала в лаборатории несколько поколений. Частота возникновения мутаций как в половой хромосоме, так и во второй учитывалась, таким образом, в лабораторных условиях. Как показали мои опыты (*g*), частота возникновения мутаций не меняется при переносе мух из природы в лабораторные условия, так что мутабильность, обнаруженная в линии „Делижан" в лабораторных условиях, характерна, по всей вероятности, и для популяции Делижана.

Наконец, изучено влияние летальных мутаций на жизнеспособность гетерозигот.

В начале ноября 1939 г. я изучила также естественную популяцию дрозофил Еревана. Это—большая неизолированная популяция. Мухи собраны в винных подвалах завода „Арарат". Изучено количество аберрантных форм в фенотипе популяции, концентрация мутаций в генотипе популяций, частота возникновения видимых мутаций в половой хромосоме и наследование аберраций, найденных при просмотре мух, выловленных в естественных условиях.

Количество аберраций, найденных в фенотипе популяций, представлено в табл. 1. В число аберрантных не вошли мухи, отличающиеся темной окраской тела. Они встречаются часто во всех популяциях.

Таблица 1

Количество аберрантных форм в фенотипе популяций Drosophila melanogaster Делижана, Еревана, Умани и Никитского сада

Популяция	Число пойманных мух	Аберрантные формы	
		число	%
Делижан, 1939	9 700	388	4 ± 0,19
Ереван, 1939	5 307	344	6,5 ± 0,34
Умань, 1937	20 526	1 945	9,5 ± 0,20
Никитский сад, 1937	15 025	1 180	7,9 ± 0,22

Разница: Умань—Делижан . . . . 5,5 ± 0,29; $\frac{Diff}{mdiff} = 19$

Разница: Никитский Сад—Делижан 3,9 ± 0,30; $\frac{Diff}{mdiff} = 13$

Разница: Ереван—Делижан . . . . 2,5 ± 0,39; $\frac{Diff}{mdiff} = 6,4$

В Делижане собрано 9700 мух (4462 ♀♀ и 5238 ♂♂); 388 (187♀ и 201 ♂) оказались аберрантными ($4 \pm 0{,}19\%$) (табл. 1). Процент аберрантных самок — 4,2, аберрантных самцов — 3,8. Аберрантные особи встречаются в Делижане реже, чем в других популяциях. Степень выражения аберраций, найденных в Делижане, меньше, чем в Умани, Никитском саду и Ереване.

Среди 5238 самцов, выловленных в естественных условиях, 2 оказались носителями сцепленной с полом мутации yellow (0,038%) и 2 — crossveinless. Процент самцов, несущих сцепленные с полом мутации в природе, равен 0,076 (табл. 2).

Таблица 2

Количество сцепленных с полом мутаций, найденных в фенотипе популяций D. melanogaster и частота их возникновения в потомстве диких мух

Популяция	Где найдены мутации	Число самцов	Мутации		Yellow	
			число	%	число	%
Умань	В фенотипе популяции	10159	31	0,305	25	0,24
	В потомстве диких мух	20144	32	0,16	30	0,15
	Всего	30303	63	0,21	55	0,19
Никитский сад	В фенотипе популяции	8375	24	0,29	16	0,19
	В потомстве диких мух	12472	23	0,18	12	0,10
	Всего	20847	47	0,23	28	0,14
Ереван	В фенотипе популяции	2759	9	0,33	7	0,25
	В потомстве диких мух	5442	6	0,11	6	0,11
	Всего	8201	15	0,19	13	0,16
Делижан	В фенотипе популяции	5238	4	0,076	2	0,038
	В потомстве диких мух	14144	10	0,071	7	0,049
	Всего	19382	14	0,072	9	0,047
Лабораторная линия „Флорида"	В потомстве нормальных мух	8880	0	0	0	0

Для того чтобы изучить характер наследования аберраций, найденных при просмотре делижанских мух, было изучено 109 аберраций. Среди них 48 оказались наследственными изменениями и 61 ненаследственной. 4 мутации были сцеплены с полом и рецессивны: 2 yellow и 2 crossveinless, о которых только что упоминалось. Среди 44 аутосомальных мутаций 7 рецессивны (15,9%), одна доминантна (2,3%) и 36 (81,8%) неполно доминантны. Степень проявления неполнодоминантных мутаций в Делижане оказалась значительно ниже, чем в популяциях Умани и Никитского сада (табл. 3)[1].

[1] В Ереване изучено наследование 60 аберраций. 34 из них оказались наследственными: 6 сцепленных с полом и 28 аутосомальных. Среди аутосомальных 4 полнодоминатных (коричневые глаза, расплывчатые жилки, черное тело) и 1 мутация, вызывавшая недоразвитие жилок крыла, отсутствие глазков и многих щетинок. Среди остальных 24 19 были неполнодоминантными. Сцепленные с полом мутации были — 5 yellow и 1 типа carnation. 3 yellow и мутация типа carnation рецессивны; 2 мутации yellow обнаруживали некоторую степень доминантности. Гетерозиготные самки были желтоватого цвета и отличались этим от своих нормальных сестер.

Таблица 3

Появление видимых мутаций с одинаковым фенотипическим выражением в разных популяциях D. melanogaster в потомстве (F_1) скрещивания аберрантной особи с нормальной из той же популяции

Мутация	Процент особей, проявляющих мутантный признак BF_1 в популяциях		
	Умани	Никитского сада	Делижана
Analis incompletus	6,9 ± 0,99	7,7 ± 0,94	3,3 ± 1,40
Веточка	16,2 ± 0,75	15,5 ± 2,5	0,65 ± 0,46
Crossvein incompletus	7,2 ± 0,89	9,6 ± 1,9	1,5 ± 1,05
Plexus	27,1 ± 3,38	16,2 ± 2,96	13,5 ± 0,83
Расплывчатые жилки	53,4 ± 5,31	55,7 ± 5,04	18,3 ± 1,4
Темное тело	53,6 ± 1,39	33,7 ± 1,30	16,7 ± 0,84

Среди 109 мух, послуживших для анализа наследования аберраций было 58 самок и 51 самец. Подсчет самцов и самок в потомстве каждой аберрантной мухи показал, что из 58 самок, выловленных в природных условиях, 1 была гетерозиготна по сцепленной с полом летальной мутации (в ее потомстве было 165♀ и 85♂, при проверке в следующем поколении наличие летальной мутации подтвердилось) и 1 самка была гетерозиготна по мутации yellow (в ее потомстве было 30 самок, 10 серых самцов и 12 желтых).

В потомстве индивидуальных скрещиваний мух, выловленных в Делижане, было просмотрено 14 144 самца. Среди них обнаружено в качестве единичных экземпляров 10 сцепленных с полом мутаций (0,071%): 7 из них были yellow (0,049%), 1 white, 1 forked и 1, сходная с carnation. Эти числа показывают, что частота возникновения сцепленных с полом мутаций в естественной популяции Делижана равна концентрации этих мутаций в фенотипе популяции.

Частота возникновения сцепленных с полом мутаций в популяции Делижана меньше, чем в популяциях Умани, Никитского сада и Еревана (табл. 2).

В потомстве 109 скрещиваний в результате инбридинга могли выщепиться мутации, заключенные в гетерозиготном состоянии в 872 больших аутосомах (109 × 8). Выщепилось 42 мутации, или 4,8%. При таком способе выявления мутаций многие из них могли ускользнуть от наблюдателя в силу слабой жизнеспособности мутантных особей, либо в силу неполного проявления мутации, либо просто случайно та или иная хромосома могла не перейти в гомозиготное состояние. Метод инбридинга не пригоден для количественного учета мутаций, заключенных в гетерозиготном состоянии в генотипе популяции.

Изучение концентраций мутаций не путем родственных скрещиваний, а с помощью доминантных маркирующих генов и запирателей перекреста дает гораздо более точные показатели. Результаты такого опыта по выявлению мутаций во второй хромосоме в популяциях Делижана и Еревана приведены в табл. 4. Для сравнения приведены данные для III хромосомы Никитского сада.

В Делижане изучено 255 хромосом и обнаружено 70 летальных мутаций (27,4%). Мухи в остальных 185 культурах просмотрены и подсчитаны с целью выявить видимые мутации и семилетальные мутации. Найдено 18 видимых мутаций (9,7%) и 5 (2,7%) семилетальных мутаций, более чем на 80% понижающих жизнеспособность гомозигот. 64 культуры, где мухи, гомозиготные по второй хромосоме,

Таблица 4

Концентрации мутаций в генотипе популяций Делижана и Еревана во второй хромосоме и в генотипе популяции Никитского сада в третьей хромосоме

	Делижан			Ереван			Никитский сад		
	Число изученных хромосом	Мутации		Число изученных хромосом	Мутации		Число изученных хромосом	Мутации	
		число	%		число	%		число	%
Летали	255	70	27,4	223	48	21,5	250	49	19,6
Семилетали	185	5	2,7	175	14	8	187	7	3,7
Видимые	185	18	9,7	175	26	14,8	201	21	10,1
Мутации стерильности	64	15	23,4	102	13	12,8	187	21	11,2
Мутации семистерильности	49	5	10,2	89	3	3,4			
Общее число мутаций и суммарный процент		113	73,4		104	60,5		98	44,6

выглядели нормально, были исследованы с целью выявить мутации стерильности, затрагивающие самок. Найдено 15 мутаций стерильности (23,4%). Среди остальных 49 культур в 5 плодовитость самок резко снижена (10,2%). Всего обнаружено 113 мутаций (суммарный процент — 73,4) в одной из четырех больших аутосом. Насыщенность всего генотипа популяции Делижана 293,6% или в среднем на 1 особь в популяции приходится 3 гетерозиготных мутации.

32 линии, содержащие летальную мутацию, послужили для изучения влияния летальных мутаций на жизнеспособность гетерозиготных особей. Мухи *Cy* (загнутые крылья), гетерозиготные по летальным мутациям, выделенным из популяции, скрещивались с нормальными мухами из линии „Делижан"; в их потомстве подсчитаны мухи с загнутыми крыльями (*Cy*), свободные от летальной мутации, и мухи с нормальными крыльями, гетерозиготные по летальной мутации. Соотношение обоих классов зависит от того, насколько летальная мутация влияет на жизнеспособность гетерозигот. Было обнаружено, что из 32 летальных мутаций одна понижала и одна, напротив, повышала жизнеспособность гетерозигот на личиночной стадии в лабораторных условиях [Берг (b)]. По данным Мазинг, летальные мутации, выделенные из популяции D. melanogaster Никитского сада в 30,8% случаев понижают жизнеспособность гетерозигот на личиночной стадии в лабораторных условиях.

Таблица 5

Частота возникновения летальных мутаций в различных популяциях

	Делижан			Умань	Никитский сад	„Флорида"
	Число изученных хромосом	Летальные мутации		% летальных мутаций		
		число	%			
I	752	1	0,13 ± 0,13	1,2 ± 0,38	0,83 ± 0,26	0,096 ± 0,096
II	511	2	0,39 ± 0,27	4,2 ± 0,94	1,27 ± 0,42	0,35 ± 0,35

Очевидно, доминантность признаков нормального фенотипа выше в Делижане, чем в Никитском саду. Мутабильность, напротив, гораздо ниже. Мы видели это уже на примере сцепленных с полом видимых мутаций. То же справедливо и для летальных мутаций. Данные относительно частоты возникновения летальных мутаций в популяциях Делижана, Умани, Никитского сада и „Флориды" приведены в табл. 5. Данные относительно частоты возникновения летальных мутаций в популяции Умани взяты из работы Оленова и Хармац.

Популяция Делижана характеризуется столь же низкой частотой возникновения летальных мутаций, как и лабораторная линия „Флорида".

Высокая концентрация мутаций в генотипе популяций Делижана зависит от малой интенсивности отбора гетерозиготных мутаций [Берг (h)]. Они хорошо защищены высокой доминантностью признаков нормального фенотипа от элиминирующего действия отбора. Ни родственные скрещивания, вероятность которых больше в условиях изоляции, чем в неизолированных популяциях, ни малая мутабильность не могут противостоять этому накоплению вредных мутаций в генотипе популяции.

Изучение популяции Делижана показало, что изоляция в естественных условиях приводит к тем же результатам, что и изоляция в лабораторных условиях. Изолированная популяция Делижана характеризуется малой мутабильностью и высокой степенью доминантности признаков нормального фенотипа. Эта высокая доминантность и обусловливает огромную концентрацию гетерозиготных мутаций в генотипе популяции Делижана.

Институт эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
22. X. 1942

ЛИТЕРАТУРА

Берг Р. Л. (a) Диссертация, ЛГУ, 1939; (b) ДАН, **32**, 71, 1941; (c) ДАН, XXXVI, 2,79, 1942; (d) ДАН, XXXVI, 4—5, 179, 1942; (e) ДАН, XXXVI, 7, 228, 1942; (f) ДАН, XXXVI, 9,3044, 1942; (g) ДАН, **34**, 221, 1942; (h) Изв. АН СССР, сер. биол. 2, 1944;
Берг Р. Л. и др. Журн. общ. биол., **2**, 143, 1941.
Дубинин Н. П. Журн. эксп. биол., **5—6**, 463, 1931.
Дубинин Н. П. и Ромашов Д. Д. Биол. журн., 5—6, 52, 1932.
Дубинин Н. П. и др. Биол. журн., **3**, 166, ч. I и II, 1934.
Мазинг Р. А. ДАН. **25**, 65, 1939.
Оленов Ю. М. и Хармац. И. С. ДАН, **19**, 409, 1938.

R. L. BERG. GENETICAL ANALYSIS OF THE DROSOPHILA MELANOGASTER POPULATION OF DELIZHAN (ARMENIA)

Summary

The first to investigate the concentration of visible mutations in the population of Delizhan was Dubinin. In order to detect them Dubinin used the method of inbreeding. He arrived at a conclusion that the population of Delizhan contains no heterozygous mutations. According to this author, the existence of such a population should mean that the degree of saturation of the genotype of some populations with heterozygous mutations is dependent on casual variations in the concentration of individual mutations. The method of inbreeding is unfit however for a quantitative record of mutations enclosed in a heterozygous state in the genotype of the populations. Besides, Dubinin's material was not taken at random, but was subjected to a rigorous selection. To my opinion, there exist no populations exempt from heterozygous mutations.

The accumulation of heterozygous mutations within a population is a strictly regular process based on the rate of mutations and frequency of their elimination both in the homozygous and heterozygous state. The rate of elimination of heterozygotes is dependent on the degree of dominance of the characters of a normal phenotype over those of the mutant forms. An inverse correlation has been found to exist between the mutation rate and the degree of dominance of the characters of a normal phenotype. Because of the existence of an inverse correlation in some of the populations, high concentrations are formed, owing to the high mutation rate and in spite of the low dominance of the characters of the normal phenotype, which but poorly protect an individual heterozygous as to mutations against elimination (Uman, Nikita Garden). In other populations and lines high concentrations of heterozygous mutations are formed in spite of the low mutation rate, owing to a high degree of dominance, which permits a huge number of mutations to accumulate under the protection of the normal phenotype (line „Florida", Kashira, Serpuhov). Special care was taken in order that the material be taken at random. The concentration of mutations in the population of Delizhan was studied with the aid of markers and crossing-over suppressors. For this purpose the line $\frac{Cy\,sp}{apl}$ was applied. The study embraced the concentration of lethals, and semi-lethals (reducing the viability of the homozygous class by more than 80 per cent) (Table 4). Moreover, the frequency of occurrence of lethal mutations in the x-chromosome and in the second chromosome (Table 5), and the frequency of occurrence of visible mutations in the x-chromosome (Table 2) were also investigated.

I have also studied the degree of dominance of the visible mutations found when examining wild flies (Table 3), as well as the degree of dominance of the lethal mutations isolated from the population. Data are also given for the number of aberrant forms found during the examination of a phenotype of wild flies (Table 1). For the sake of comparison data are adjoined, referring to the populatios from Uman, Nikita Gardens, Erevan and for the laboratory line „Florida". It has been found that the concentration of mutations in the genotype of the populations of D. melanogaster from Delizhan is an enormous one. The total percentage makes up 73.4 in one of the large autosomes. The saturation of the genotype of the Delizhan populations is 293.6 per cent, which makes a mean of 3 heterozygous mutations per one individual in the population. The mutation rate of the Delizhan population is a rather low one. The dominance of characters of a normal phenotype is high. It is the high degree of dominance that is responsible for the enormous concentration of the heterozygous mutations in the genotype of the Delizhan populations.

The Delizhan population of D. melanogaster is isolated in a mountain valley. The low rate of mutation and high dominance of normal characters in the Delizhan population should to my opinion be referred to the isolation which, by eliminating competition among the separate groups, prevents an increase of the specific plasticity of the group.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1944 Classe des sciences biologiques

А. А. РИХТЕР

О ЛИЧИНКАХ И ЭКОЛОГИИ ЖУКОВ-ЗЛАТОК РОДА LAMPRA LACORD. (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE)

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном)

Европейские виды златок из рода Lampra Lacord. давно привлекли внимание лесоводов причиняемыми ими часто очень значительными повреждениями липы и ильмовых пород. Ниже приведены некоторые уточняющие данные относительно личинок двух видов L. bella Gory и L. decipiens Mnnh.

Во время летней работы в Приморском крае в 1937 г. мне удалось наблюдать отдельные моменты из жизни четырех дальневосточных видов жуков-златок рода Lampra, образ жизни которых был мало, а то и вовсе неизвестен. Работа производилась в окрестностях г. Ворошилова-Уссурийского, на горно-таежной станции Академии Наук СССР (Кривой ключ) и в Супутинском заповеднике той же станции. Материал был определен мною в Зоологическом институте Академии Наук СССР в Ленинграде в 1940 г. и, по возможности, сравнен с типами и аутентичными экземплярами, имеющимися в коллекциях этого института.

Различение даже обычных европейских видов рода Lampra является трудным; что же касается дальневосточных видов, то оно было совершенно невозможно до выхода в свет работы Obenberger.

Ввиду того, что определение личинок рассматриваемого рода трудно и недостоверно, ниже дана краткая характеристика личинок рода Lampra, составленная на основе нового сравнительного материала.

Для определения личинок семейства златок (Buprestidae) и подсемейства Buprestinae необходимо сделать препарат хитинового покрова опорных площадок переднегрудного сегмента и иметь неповрежденной заднегрудь.

Личинки рода Lampra могут быть определены по следующим признакам: заднегрудь с двумя гладкими двигательными бугорками, срединная продольная бороздка переднегруди продолжена в обе стороны вдоль заднего края опорной площадки. Верхние челюсти (мандибулы) с тремя зубцами на вершинах (личинки сильно стачивают режущий край мандибул, поэтому очертания его изменяются и как признак для различия ненадежны). Опорные площадки переднегрудного сегмента покрыты микроскопическими коническими хетоидами. Сильно склеротизованное поле передней части V-образных бороздок переднеспинки не менее чем вдвое шире этих бороздок; нормальные хетоиды вокруг него вплотную подходят к измененным, укороченным и на вершинах закругленным хетоидам, сидящим у края бороздок, и связаны с ними постепенным переходом; иногда измененных хетоидов вовсе нет. Длина объединенной части V-образных бороздок переднеспинки составляет 0,3—0,5 длины свободных ветвей этих бороздок. Свободные концы V-образных бороздок отогнуты наружу.

Личинки рода Lampra развиваются обычно под корой еще живых деревьев и повреждают (в пределах СССР) Ulmus, Quercus, Tilia, Cerasus, Malus.

Существенных различий между личинками родов Dicerca Eschz.,[1] Poecilonota Eschz[2]. и Lampra Lacord.,[3] входящих в трибу Dicercini (Poecilonotini) и родов Perotis Spin.,[4] Capnodis Eschz[5]., входящих в трибу Psilopterini (Capnodini), не удается найти. Это указывает на искусственность разделения этих групп друг от друга, принятого в настоящее время (Obenberger, Théry). Личинки Lampra наиболее близки к личинкам Poecilonota и Dicerca, что вполне соответствует систематическому положению этого рода.

Различия между личинками различных видов рода Lampra достаточно четко выражены. Отдельные наиболее характерные признаки этих личинок приведены ниже.

1. Lampra bella Cast.

Экология, а также взрослый жук и личинка описаны у Тер-Григоряна. Личинка сильно отличается от личинок прочих видов Lampra сильным развитием измененных хетоидов, образующих суживающуюся назад непрерывную кайму вдоль краев V-образных бороздок переднеспинки; последние сильнее, чем у других видов этого рода, расходятся назад; расстояние между их концами составляет 0,6 длины свободной части каждой бороздки. Длина объединенной части V-образных бороздок составляет 0,8 длины их свободных ветвей; объединенная часть без сильнее склеротизованного и сильнее окрашенного пятна. Развивается под корой черешен (Cerasus avium), реже вишен (C. vulgaris); вредит в Южном Закавказье.

2. Lampra decipiens Mnnh.

Экология описана Шевыревым и приведена у Старка; признаки взрослых жуков имеются в обычных определителях.

Личинка. Те признаки, которые так сильно выражены у личинки предыдущего вида, у этого вида выражены гораздо слабее: укороченных измененных хетоидов по краям V-образных бороздок очень немного, они образуют кое-где короткие ряды по нескольку штук, V-образные бороздки на немного меньший угол расходятся назад, расстояние между их концами немного превышает половину длины свободной части бороздки. Длина объединенной части V-образных бороздок равна 0,3 длины их свободных частей, объединенная часть без сильнее склеротизованного пятнышка, сильно расширена вперед. Развивается под корой ильмовых пород (Ulmus).

3. Lampra pretiosa Mnnh.

Окраска верхней стороны жука золотисто-зеленая с медным блеском, боковые края переднеспинки и не резко отграниченная полоса

---

[1] Dicerca chlorostigma Mnnh. Крым, Алуштинский район, граб, 10. X. 1935, Буковский; D. obtusa Kr. Южноказахстанская область, Бостандыкский район, грецкий орех, 2. XI. 1936, Корженевская.

[2] Poecilonota variolosa Pk. Ленинградская область, Старый Петергоф, осина 18. III. 1935, Рихтер.

[3] Lampra bella Cast. Армения, Мегри, черешня, 16. V. 1937, Тер-Григорян; L. decipiens Mnnh. Саратовская область, Самойловка, вяз, 12. X. 1936, Рихтер; L. suvorovi Obenb. и L. virgata Mots. (см. ниже).

[4] Perotis cuprata Klug. Армения, Ереван, корни моло:ая (buphorbia sp.), 8. III. 1935, Рихтер,

[5] Capnodis henningi Fald. Армения, Мегри, персик, 21. V. 1937, Тер-Григорян; C. tenebrionis L. Ворошиловск (Ставрополь); C. miliaris Klug., Туркмения, Копет-Даг, тополь, 1935, Арнольди.

вдоль бокового края надкрылий от плеч до вершин (но не самые боковые края) золотисто-красные. Переднеспинка сужена от основания вперед со слегка закругленными боками, с пятью продольными черными полосами, из которых только срединная прямая и непрерывная, остальные — более или менее извилистые и прерванные. Щиток вдвое шире своей длины, гладкий, блестящий; надкрылия с выдающимися плечевыми буграми, со сглаженными блестящими промежутками между прищитковыми бороздками. Стволы главных жилок надкрылий (четные промежутки) с рядами мелких черных пятнышек, две задние промежуточные (нечетные промежутки у шва) с рядами еще более мелких таких же пятнышек, создающих пятнистость, сгущенную в пришовной части надкрылий; все точечные бороздки надкрылий слабо углубленные, несколько сильнее углублены по направлению к щитку. Пунктировка вдоль середины груди и первого стернита брюшка сегментна и изрежена; бороздка, окаймляющая задний отросток переднегруди глубока и далеко отстоит от его края. У самца анальный стернит глубоко полукругло вырезан, у самки он с неглубокой широкой вырезкой на вершине. Длина тела жуков 11,5—17 мм.

Лёт и спаривание жуков наблюдались 2,16 и 19. VI. 1937 г. на территории горно-таежной станции Академии Наук СССР (Кривой ключ) на дикой яблоне (Malus manshurica Max.), усыхающей, одиноко стоящей, с диаметром ствола около 30 см на высоте груди. Жуки держались большей частью в разреженной кроне дерева, на стволе, сучьях и ветвях и при ярком солнце были чрезвычайно подвижны. Остатки взрослого жука, погибшего в камере окукления, были найдены 16. VII. 1937 г. под корой ствола дикой яблони, почти нацело погибшей, диаметром около 10 см на высоте груди, приблизительно в 100 м от предыдущего дерева, вместе с молодыми личинками Dicerca sp. Старые ходы, в том числе и упомянутая выше камера окукления, не были углублены в древесину, но располагались под корой и в коре. Заселению подвергаются уже усыхающие деревья дикой яблони, но вполне возможно повреждение и культурных яблонь.

4. Lampra suvorovi Obenb.

Значительно мельче предыдущих видов, по окраске жуки напоминают L. decipiens, но боковая красная полоса надкрылий идет по крайней мере на их вершинной половине по самому их краю; переднеспинка, как у L. decipiens, но с тремя черными пятнами с каждой стороны средней черной продольной полосы, представляющими собою остатки парных продольных полос. Щиток в длину составляет 2/3 своей ширины, зеленый, не густо точечный. Надкрылия, как у L. decipiens, но промежутки между точечными борозками на них еще более плоские, широкие, только слегка возвышенные у шва, черные пятна на них более редкие и относительно крупные. Пунктировка нижней стороны и бороздка, окаймляющая задний отросток переднегруди, как у L. tschitscherini; самец отличается широкой, округленно-трапециевидной вырезкой на вершине анального стернита, самка — неглубокой, округлой вырезкой там же. Длина 8—11 мм.

Личинка. Опорные площадки переднеспинки и переднегруди без измененных хетоидов по краям бороздок, V-образные бороздки переднеспинки, сильно расходящиеся назад, расстояние между их концами составляет немного более половины длины свободной части каждой бороздки. Посредине слабо расширенной вперед, объединен-

ной части этих бороздок имеется треугольное сильнее склеротизованное желтое пятнышко. Объединенная часть V-образных бороздок составляет в длину 0,3 длины их свободных ветвей. Длина личинки до 15 мм.

Взрослые жуки встречались нередко на стволах белокорого ильма (Ulmus japonica Sarg.), иногда и на других деревьях, например, на монгольском дубе (Quercus mongolica Fisch.), однако, всегда в непосредственной близости от деревьев ильма. Довольно значительный лёт жуков наблюдался 12. VII. 1937 г. в молодом порослевом насаждении на месте лесосеки после пожара в горно-таежной станции Академии Наук СССР и 1. VII. 1937 г. на старых отдельно стоящих ильмах в пойме р. Супутинки при впадении в нее р. Кривого ключа и несколько выше. Личинки были добыты 4. VII. 1937 г. из-под коры поврежденного затеской дерева белокорого ильма, диаметром около 30 см на уровне груди, в Супутинском заповеднике на окраине расчищенного участка в тайге по р. Каменке. Принадлежность их к этому виду установлена по наличию в камерах окукления готовых к вылету взрослых жуков, причем этими камерами окукления заканчивались ходы, совершенно подобные тем, что содержали личинок, но расположенные по стволу выше, вне участка, затененного высокой травой. Очевидно, это затенение несколько задержало развитие добытых личинок. Заселение упомянутого дерева не было повторным и распространялось от 1 до 2 м от уровня почвы выше глубокой затески, привлекавшей многочисленных насекомых обильным истечением сока. Ходы были прогрызаны под корой, еле задевали заболонь, окукление происходило также под корой; на поврежденных местах кора отсыхает, что ведет к дальнейшему отмиранию древесины и постепенному усыханию дерева. Стволы и сучья крупных ильмов диаметром до 1,5 м на уровне груди в упомянутом выше участке поймы р. Супутинки, где наблюдался лет этой златки, подвергались, повидимому, многолетнему заселению этим вредителем, причем часть из них частично или полностью усохла.

Этот вид биологически аналогичен европейским Lampra decipiens и L. mirifica Muls., повреждающим вязы (Ulmus), и не менее опасен, чем они, для слегка поврежденных или находящихся в неблагоприятных условиях (периодическое затопление) деревьев.

5. Lampra tschitscherini Sem.

Верхняя сторона жука зеленая с золотисто-красной полосой вдоль боковых краев переднеспинки и надкрылий, но не по самому их боковому краю; эта полоска нерезко отграничена от зеленых частей надкрылий. Переднеспинка с почти параллельными боками в основной трети, далее закругленно сужена вперед, с одной срединной продольной полосой и двумя черными пятнами у основания. Щиток весь зеленый, равномерно мелко точечный, матовый, вдвое шире своей длины. Надкрылия параллельносторонние или чаще слегка расширенные от плеч назад до 2/3 своей длины, откуда сужены к вершинам. Точечные бороздки их у щитка более глубокие, промежутки между ними у шва несколько возвышены, прищитковый промежуток матовый, так же сильно точечный, как и остальные; величина и расположение пятнышек на надкрылиях приблизительно такое же, как у L. pretiosa. Пунктировка вдоль середины нижней стороны тела такая же, как и на боках; бороздка, окаймляющая задний отросток переднегруди, неглубокая и сильно приближена к его краям. Анальный стернит у самца с большой, у самки с небольшой полукруглой вырезкой. Длина тела 11—15 мм.

По р. Кривому ключу, несколько выше территории горно-таежной станции, 27. VII. 1937 г. наблюдалось спаривание и откладка яиц одной самкой на ветровальном, но живом стволе амурской липы Tilia amurensis Kom. По выбору кормового растения этот вид, насколько можно судить по этому наблюдению, является аналогом европейской Lampra rutilans F., повреждающей липы.

6. Lampra virgata Motsch.

Жуки очень явно отличаются от предыдущих видов окраской и несколько напоминают L. bella; сверху от медно-красного до изумрудно-зеленого цвета, без отличной по цвету каймы переднеспинки и надкрылий, переднеспинка с пятью черно-синими пятнами, представляющими собой укороченные продольные полосы; надкрылия — каждое вдоль шва с пятью крупными такими же пятнами, захватывающими в ширину не один промежуток между бороздками надкрылия, как у предыдущих видов, но сразу от 2 до 5 промежутков между бороздками. Кроме того, имеется непостоянное число мелких пятен на внешних частях надкрылий. Самец отличается широкой вырезкой на вершине анального стернита, у самки эта вырезка небольшая, полукруглая. Длина тела 8,5—12 мм.

Личинка, соответственно глубоким отличиям этого вида от L. decipiens и L. suvorovi, также сильно отличается от их личинок, однако, меньше приближается к L. bella, чем можно было бы ожидать по строению и окраске взрослых жуков. Опорные площадки переднегрудного сегмента без измененных хетоидов по краям бороздок; V-образные бороздки переднеспинки расходятся на больший угол, чем у других видов Lampra, как у L. bella; расстояние между их концами составляет 0,6 длины свободных ветвей; объединенная передняя часть их очень длинная, достигает почти половины длины свободных ветвей этих бороздок, не расширенная вперед, параллельносторонняя, с сильнее склеротизованным желтым пятнышком в передней трети. Длина личинки до 16 мм.

Лёт взрослых жуков, спаривание и откладка яиц наблюдались 11 и 12. VII. 1937 г. в поврежденном весной 1937 г. пожаром молодом порослевом насаждении, образовавшемся на месте лесосеки над территорией горно-таежной станции Академии Наук СССР, на дубах (Quercus mongolica Fisch.). Откладка яиц прослежена на стволах как усыхающих, так и едва затронутых пожаром молодых дубов до 15 см в диаметре на высоте груди, в области толстой коры; тонкой коры эта златка для заселения, повидимому, избегает. Личинки были добыты из-под коры ствола молодого усохшего дерева монгольского дуба (Quercus mongolica) до 10 см в диаметре, сильно поврежденного, кроме того, долгоносиком Carcilia strigicollis Roel. (Pissodini) (определен Ф. К. Лукьяновичем, Ленинград), в пределах этого же насаждения, 11. VII. 1937 г.

Личинки протачивают ходы под корой, почти не углубляющиеся в заболонь, окукление происходит в коре. В условиях наблюдений эта златка проявляла себя только как вторичный вредитель, на здоровых деревьях заселения не наблюдалось. Взрослые жуки легко заметны на коре дубов из-за своей очень яркой окраски. Повреждение монгольского дуба наблюдалось совместно со златками Chrysobothris amurensis Pic., Chr. pulchripes Fairm. и Agrilus smaragdinus Sols., развивающимися, в отличие от Lampra virgata, под тонкой корой верхней части ствола и сучьев тех же деревьев.

Принадлежность личинок к этому виду была доказана совместным с ними нахождением остатков жуков, а впоследствии й выводом из них взрослых жуков. Нахождение в ходах (камерах окукления) остатков погибших жуков, наряду с личинками, указывает, повидимому, на повторное заселение этой златкой одних и тех же деревьев.

Выводы

1. Надежным признаком для различения личинок групп Dicercini (Poecilonotini) и Capnodini (Psilopterini) до рода является строение и вооружение опорных площадок их переднегрудного сегмента. В отдельных родах, как например в роде Lampra Lacord., эти признаки пригодны и для различия видов. Рассмотренные виды жуков златок являются в значительной степени олигофагами (особенно Lampra), с чем связано большое разнообразие в строении их опорных площадок, являющихся одним из основных органов движения личинки по прогрызаемому ею ходу.

2. Группы (трибы) Dicercini (Poecilonotini)и Capnodini (Psilopterini) весьма близки между собой, что доказывает большая близость их личинок сравнительно с личинками представителей других триб семейства златок (Buprestidae).

3. Дальневосточные представители рода Lampra, подобно европейским, являются серьезными вредителями лесных и плодовых деревьев.

ЛИТЕРАТУРА

Рихтер А. А. Изв. Арм. Фил. АН СССР, 4—5, 239, 1940.
Старк В. Н. Вредные лесные насекомые, 267, 1931.
Тер-Григорян М. А. Зоол. сб. Арм. фил. АН СССР, II, 47, 1940.
Шевырев И. Описание насекомых степных лесничеств, 69, 1893.
Obenberger J. Sborn. Ent. odd. Narod. Mus. Pr., 12, 107, 1934.
Théry A. Mem. Soc. Sc. Nat. Maroc, XIX, 253, 1930.

A. A. RICHTER. THE LARVAE AND THE ECOLOGY OF BEETLES OF THE GENUS LAMPRA LACORD.

Summary

1. A safe character, permitting to distinguish the larvae of groups Dicercini (Poecilonotini) and Capnodini (Psilopterini) up to the genus, is the structure and the arming of the thrust planes of their anterior thracic segment. In the separate genera, for instance in the genus Lampra Lacord., these characters may also be used to distinguish the species. The studied species of beetles are to a considerable extent oligophagues (especially the Lampra). This fact accountis for the great diversity of structure of their thrust planes serving as one of the locomotive organs of the larvae in securing their movement along the gnawed through passages in the tree.

2. The groups (tribes) Dicercini (Poecilonotini) and Capnodini (Psilopterini) closely approach each other which is proved by a great likeness of their larvae as compared with the larvae representing other tribes of the same family (Buprestidae).

3. The far east representatives of the genus Lampra alike those of the Europe are dangerous vermins with respect to the forest and fruit trees.

Цена 9 руб.